Pn 3835

Septembre-Décembre 1992
Trimestriel

Fascicule 3-4
Tome 23

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

19 FEV. 1993

BIBL. DU MUSEUM PARIS

ISSN 0395-7217

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

(reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976)

BUREAU POUR L'ANNÉE 1992

Président :
F. RAMADE, Laboratoire d'écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay Cedex. - Tél : 69.41.78.96. et Fax : 60.19.10.12

Vice-Présidents :
D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille. - Tél : 91.04.16.33 et Fax : 91.04.16.35.
B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris

Présidents honoraires :
P. GRISON, M. LAMOTTE, G. LEMEE, P. OZENDA, G. RICOU, J.A. RIOUX.

Secrétaire Général :
P. JOUVENTIN, C.E.B.C.-C.N.R.S., Villiers-en-Bois, 79360 Beauvoir sur Niort. - Tél : 49.09.61.11 et Fax : 49.09.65.26.

Secrétaire Général adjoint :
M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris Cedex 05. Tél. : 43.31.49.65 et Fax.: 43.31.83.82

Trésorière :
E. GARNIER-ZARLI, Laboratoire de Biologie des Sols et des Eaux, Université Paris XII, 94000 Créteil. Tél. : 48.38.91.44 (poste 25.06 et 24.93).

Trésorier adjoint :
H. MAURIN, Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05. - Tél : 40.79.32.74 et Fax : 43.36.13.39.

CONSEIL POUR L'ANNÉE 1992

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.
D. BELLAN-SANTINI, (adresse ci-dessus).
G. BONIN, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Centre St-Jérôme, Université de Provence, avenue E. Normandie-Niemen, 13397 Marseille Cedex. Tél. : 91.28.84.37 et Fax. : 91.02.05.50
F. BOURLIÈRE, Professeur Honoraire de l'Université, 15 avenue de Tourville, 75007 Paris. Tél. : 45.51.44.83
A. CANARD, Laboratoire de Zoologie et Ecophysiologie, Université de Rennes I, avenue du Général Leclerc, 35042 Rennes Cedex. Tél. : 99.28.61.56
J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau. Tél. : 64.22.37.40 et Fax. : 60.60.42.83
Y. CARTON, Laboratoire de Biologie et Génétique Evolutive, C.N.R.S., 91198 Gif-sur-Yvette. Tél. : 69.82.37.11
J.-J. CORRE, Laboratoire de Systématique et de Géobotanique Méditerrannéenne, Institut de Botanique, 163 rue Auguste Broussonet, 34060 Montpellier Cedex. Tél. : 67.63.17.93
M. ECHAUBARD, (adresse ci-dessus).
B. ELKAIM, (adresse ci-dessus).
B. FROCHOT, Université de Bourgogne, B.P. 138, 21004 Dijon. Tél. : 80.39.62.41
P. GILLET, Laboratoire de Zoologie et d'Ecologie Marine, 3 place André Leroy, B.P. 808, 49005 Angers Cedex.
C. GIRARD, Laboratoire de Botanique-Ecologie Végétale, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 78850 Thivernal-Grignon. Tél. : 30.81.54.26 et Fax. : 30.81.53.27
O. GUELORGUET, Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex. Tél. : 67.63.91.44
C. JEANSON, Laboratoire d'Ecologie Générale, M.N.H.N., 4 avenue du Petit Château, 91800 Brunoy. Tél. : 60.46.48.51 et Fax. : 60.46.57.19
P. JOUVENTIN, (adresse ci-dessus).
P. JULVE, Station Internationale de Phytosociologie, Haendries, 59270 Bailleul. Tél. : 28.49.00.83
P. LAGAUTERIE, D.I.R.E.N. Haute Normandie, Immeuble Blaise Pascal, 22 place Gadeau de Kerville, 76100 Rouen. Tél. : 35.72.44.33
A. LACOSTE, Laboratoire de Biologie Végétale, Université de Paris-Sud, Bât. 362, 91405 Orsay Cedex.
J.-J. LAZARE, Centre d'Ecologie Montagnarde de Gabas, 64440 Laruns. Tél. : 59.05.32.11
H. MAURIN, (adresse ci-dessus).
G. PAUTOU, Botanique et Biologie Végétale, Université de Grenoble, B.P. 68, 38402 Saint-Martin d'Hères Cedex. Tél. : 76.51.46.00
F. RAMADE, (adresse ci-dessus).
B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble Cedex. Tél. : 76.51.46.80 et Fax. : 76.51.48.48
P. TESTARD, Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Géologie appliquée, 4 place Jussieu, 75005 Paris. Tél. : 44.27.51.34
P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand. Tél. : 99.07.81.81.

R 3835

Trimestriel
Septembre-Décembre 1992

Tome 23
fascicule 3-4

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041561 1

BULLETIN D'ÉCOLOGIE
— TOME 23 - N° 3-4 —
Septembre-Décembre 1992

SOMMAIRE

BALLINI C.– Écophysiologie de la germination des graines d'*Ulex parviflorus* Pourr. 119
THOMASSON & M. THOMASSON G.– La végétation des sols récents dans le sud-ouest malgache : exemple de Tuléar - II la série hygrophyle 131
BEGUINOT J.– Une méthode d'approche quantifiée du diagnostic phytosociologique..... 139
MANDIN J.-P.– Optimum de présence et optimum de développement d'espèces végétales, en conditions naturelles : Exemples dans le Vivarais méridional (Ardèche, France)..... 151
KOUBOUANA F.– Étude comparée de plusieurs types d'analyses spatiales sur des forêts semi-décidues de la Vallée du Niari (Congo) 163
DUPUIS P.– Dynamique de la communauté algale d'une mare temporaire des Jbilets (région de Marrakech, Maroc) 175
ELKAIM B.– L'évaluation et le suivi de la qualité biologique des estuaires 185
VANNIER G.– Tribune..... 201
Résumés de thèses 203
Analyse d'ouvrages..... 213

CONTENTS

BALLINI C.– Germination ecophysiology of seeds of *Ulex parviflorus* Pourr. 119
THOMASSON & M. THOMASSON G.– The vegetation of recent soils in the south-west of Madagascar : example of Tulear - II Hygrophilous succession..... 131
BEGUINOT J.– A method for a quantitative approach to the phytosociological diagnostic... 139
MANDIN J.-P.– Plants' ecological optimum shifting in natural conditions. Examples in the South of the Vivarais region (Ardèche, France)..... 151
KOUBOUANA F.– Comparative studies of some methods of spatial analysis from semi-deciduous forests of the Niari valley (Congo)..... 163
DUPUIS P.– Phytoplancton dynamics in a temporary rain pool in Morocco (Jbilets, Marrakech area)..... 175
ELKAIM B.– Evaluation and monitoring of biological quality of estuaries..... 185
VANNIER G.– Tribune..... 201
Thesis review..... 203
Book review..... 213

Bull. Ecol., t. 23 (3-4) 1992 : 119-130

ÉCOPHYSIOLOGIE DE LA GERMINATION DES GRAINES D'*ULEX PARVIFLORUS* POURR.*

Christine BALLINI

Laboratoire de Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence (Centre Saint-Jérôme) Case 421 bis Av. E. Normandie-Niemen, 13397 Marseille cedex 13

SUMMARY
(original scientific paper)

GERMINATION ECOPHYSIOLOGY OF SEEDS OF ULEX PARVIFLORUS POURR.

Seeds of Ulex parviflorus *Pourr., an obligate-seeder shrub, are affected with a dormancy imposed by the seed-coat impermeability to water. This inhibition is easily suppressed by a moist high temperature pre-treatment, which suggest the importance of fire for the dynamics of this species. The intensity of dormancy seems to vary with some environmental conditions applied during the ripening of seeds.*

On the other hand, the germination temperatures of the inhibited seeds range from 10°C to 20°C, whereas the seeds subjected to moist heat show a high germination rate under any temperature and light conditions.

In any cases, the results are very variable from one station to another one, specially after high temperature treatment.

A relation is established between these physiological characteristics and the ecology of the species.

KEY WORDS : Germinative ability - *Ulex parviflorus* Pourr. - Seed-coat impermeability - Environmental factors - Reproduction strategy.

RÉSUMÉ
(travail original)

*Les graines d'*Ulex parviflorus *Pourr., semencier obligatoire, sont affectées d'une dormance apparente imposée par l'imperméabilité à l'eau du tégument. Cette inhibition est facilement levée par un pré-traitement thermique humide, ce qui laisse entrevoir l'importance du feu sur la dynamique de cette espèce. L'intensité de la dormance semble varier selon les facteurs du milieu s'exerçant pendant la maturation des graines sur les pieds-mères.*

D'autre part, les graines dormantes germent dans une gamme de températures située entre 10°C et 20°C alors que les graines pré-traitées germent à des taux élevés quelles que soient les conditions thermiques et lumineuses.

Dans tous les cas, les résultats montrent une grande variabilité entre les stations, en particulier dans les réponses aux traitements thermiques appliqués.

Une relation est établie entre ces caractéristiques physiologiques et l'écologie de l'espèce.

MOTS CLÉS : Capacité germinative - *Ulex parviflorus* Pourr. - Dormance tégumentaire - Facteurs stationnels - Stratégie de reproduction.

INTRODUCTION

Ulex parviflorus Pourr., ou Ajonc à petites fleurs, est une Légumineuse arbustive abondante dans le département des Bouches-du-Rhône (MOLINIER, 1981) où elle participe à la série méditerranéenne du Chêne pubescent sur substrats calcaires et dolomitiques (BARBERO, 1981), le plus souvent dans des fruticées mixtes dont *Quercus coccifera* L., *Cistus monspeliensis* L. et *Rosmarinus officinalis* L. sont les principales espèces arbustives compagnes. On la rencontre peu, en revanche, dans les autres départements du sud-est de la France. Elle est par ailleurs assez répandue dans le sud-ouest de l'Europe, du Portugal au sud de l'Espagne jusqu'aux Pyrénées Orientales (TUTIN *et al.*, 1968 ; DE BOLOS & VIGO, 1984). De fait, le genre *Ulex* comprend une dizaine d'espèces, en majorité à répartition atlantique (ouest de l'Europe, du Danemark au Maroc), parmi lesquelles *Ulex parviflorus* Pourr. a la répartition la plus méditerranéenne.

Contrairement à l'Ajonc *Ulex minor* Rothm. qui, dans les landes bretonnes se régénère souvent par voie végétative après incendie à partir des chicots brûlés (HOSSAERT-

* Manuscrit reçu le 12 janvier 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 4 septembre 1992.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

PALAUQUI, 1980), et à *Ulex europaeus* L. qui peut émettre des rejets (FORGEARD & TOUFFET, 1978), *Ulex parviflorus* Pourr. ne se régénère que par voie sexuée, de même que *Cistus monspeliensis* L. dont la stratégie de reproduction a fait l'objet de nombreux travaux (VUILLEMIN & BULARD, 1981 ; OUSTRIC, 1985 ; TROUMBIS & TRABAUD, 1986 ; TRABAUD & OUSTRIC, 1989 a et b), et *Rosmarinus officinalis* L. *Quercus coccifera* L. est la seule espèce, parmi les plus fréquentes dans ces fruticées, capable de se régénérer de souche.

De nombreuses graines de Légumineuses présentent une dormance tégumentaire. Ainsi, le présent travail a pour objet de mettre en évidence quelques-unes des conditions de germination des graines de cet Ajonc, avant et après scarification du tégument, et l'influence éventuelle des facteurs du milieu sur leur capacité germinative.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

NATURE DE LA SEMENCE

La semence est constituée de la graine. La dissémination se fait par autochorie, la déhiscence de la gousse, qui contient de 1 à 4 graines, ayant pour effet de les éjecter. Les graines sont de petite taille (2 à 3 mm de long), de forme ovale plus ou moins aplatie latéralement, de couleur marron à jaune.

Elles sont munies d'une excroissance tégumentaire de couleur jaune, provenant de l'épaississement de la région du hile et nommée strophiole (PELLEGRIN, 1908). Les graines sont exalbuminées, l'embryon constituant la quasi-totalité de la graine.

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Origine des semences

Les gousses mûres sont récoltées en mai-juin 1988 et 1990 dans différents sites de la région péri-marseillaise. Ces stations font partie d'un groupe de 10 placettes sélectionnées en vue d'une étude, actuellement en cours, de quelques aspects de l'écologie des fruticées à *Ulex parviflorus* Pourr. Les graines sont recueillies sur plusieurs individus de chaque placette et mélangées de façon à obtenir un échantillon moyen. Chaque lot de graines provient de cet échantillon moyen récolté soit en 1988 soit en 1990 dans chaque station ; l'influence éventuelle de l'âge des graines n'a pas été prise en compte.

Les caractères généraux de chaque station sont regroupés dans le tableau I. Deux stations présentent une strate arborescente : la station 2 est recouverte à 30 % environ de *Pinus halepensis* Mill. atteignant 10 à 15 m de haut ; la station 5 possède une strate mixte à *Pinus halepensis* Mill. et *Quercus pubescens* Willd. de 5 à 10 m de haut et d'un recouvrement de 50 % environ.

Désinfection des graines et semis

Après récolte, les graines sont extraites des gousses et conservées au sec à température ambiante.

En vue de l'étude des conditions de leur germination, les graines doivent être désinfectées pour éviter la contamination microbienne. Elles sont donc plongées et agitées durant 10 minutes dans une solution d'hypochlorite de sodium (eau de Javel du commerce) puis dans de l'alcool à 70°. Trois rinçages agités de 10 minutes à l'eau distillée stérile sont ensuite pratiqués.

TABLEAU I.– Caractéristiques générales des stations de récolte.
General parameters of harvest sites
Légende : *Ulex p. : Ulex parviflorus ; Quercus c. : Quercus coccifera ; Cistus m. : Cistus monspeliensis ; Buplerum s. : Buplerum suffruticosum* ; dom : dominant.

N° station	Alt. (m)	Pente (°)	Expos.	R. arbustif (%)	Strate arborée	H. strate arbustive (cm)	Peuplement arbustif	Profondeur sol (cm)
1	340	0-5°		90		120	*Ulex p., Quercus c.* et *Cistus m. co-dom.*	40
2	310	40°	Est	50	*Pinus halepensis* 10 à 15 m.	90	*Ulex p.* et *Quercus c. co-dom.*	30
3	235	0°		80		50	*Cistus m. dom. Ulex p., Quercus c.* et *Rosm. off.*	10
4	390	0°		60		250	*Quercus c. dom. Ulex p.* et *Rosm. off.*	20
5	550	20°	Nord	70	*Pinus h.* et *Quercus pubescens* 5-10 m	200	*Ulex p. dom. Quercus c.* et *Buplerum suffrutic.*	50
6	300	30°	Sud-Est	70		130	*Quercus c.* et *Rosm. off. co-dom. Ulex p.*	20

Les graines sont déposées dans des boîtes de Pétri en verre, à raison de 50 par boite, contenant de la vermiculite (substrat synthétique inerte) recouverte de papier filtre, le tout imbibé à saturation d'eau distillée stérile. Cette opération se déroule sous hotte à flux laminaire, tout le matériel employé étant préalablement stérilisé à l'autoclave.

Quelques graines s'imbibent et gonflent parfois au cours des trempages successifs ; elles sont donc éliminées avant le semis.

Conditions de germination des graines non traitées

Une première série de tests consiste à déterminer la température optimale de germination des graines à l'obscurité. Des essais ont également été réalisés en conditions de lumière continue.

A cet effet, les boîtes contenant les graines sont placées dans des enceintes où règnent les températures suivantes : 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C et 40°C. Comme toutes les enceintes sont éclairées en lumière blanche continue, l'obscurité est obtenue en enveloppant les boites de plastique noir. Les tests en lumière continue ont été réalisés uniquement pour les stations 5 et 6. Pour chaque température testée, il y a donc 8 lots de graines.

Pré-traitements thermiques humides

De nombreux auteurs tels que WHITTAKER & GIMINGHAM (1962), ARIANOUTSOU & MARGARIS (1981), VUILLEMIN & BULARD (1981), GOMA-TCHIMBAKALA & TOUFFET (1982), OUSTRIC (1985), BELHASSEN *et al.*, (1987), ont montré l'influence des températures élevées sur l'augmentation de la vitesse et du taux de germination chez de nombreuses espèces. MARTIN *et al.*, (1975) ont également testé ce facteur sur quelques espèces de Légumineuses. Parmi les espèces d'Ajoncs, *Ulex minor* Roth. (HOSSAERT-PALAUQUI, 1980) et *Ulex europaeus* L. (PEREIRAS *et al.*, 1985) ont fait l'objet d'études semblables.

De fait, la famille des Légumineuses est bien connue pour le nombre important d' espèces qui possèdent des graines dites « dures », dont le tégument est imperméable à l'eau (PITOT, 1935 ; WATSON, 1948 ; CAVAZZA, 1950) et qui ne germent qu'après élimination de cette inhibition tégumentaire.

Au lieu de pratiquer des scarifications mécaniques ou chimiques (GÉHU-FRANCK, 1974), également très efficaces, nous avons choisi de tester des chocs thermiques variables en intensité et en durée, nous inspirant des travaux de TRABAUD (1979). Cet auteur enregistre en effet dans le sol, au cours d'incendies dans une garrigue de chêne kermès, des températures variant d'environ 150°C à 45°C et persistant de 2 à 15 minutes entre 0 et 3 cm de profondeur. Nous avons donc pratiqué les 8 chocs thermiques suivants :

-40°C pendant 24 heures ;
-60°C pendant 30 minutes et 60°C pendant 2 heures ;
-80°C pendant 5 minutes et 80°C pendant 30 minutes ;
-120°C pendant 5 minutes et 120°C pendant 30 minutes ;
-150°C pendant 5 minutes.

La totalité des 8 chocs thermiques a été appliquée aux stations 1, 4, 5 et 6. Au sortir des différentes températures de l'étuve (sans lumière), tous les lots sont placés dans l'enceinte à 15°C qui se révèle être la température donnant généralement les meilleurs pourcentages de germination. Les lots de graines non pré-traitées, mises à germer à 15°C, constituent les témoins de ces essais. Pour les stations 5 et 6, des lots sont également mis à germer en lumière continue.

Conditions de germination des graines pré-traitées à la chaleur humide

Compte-tenu des taux de germination obtenus lors des expériences précédentes, nous nous sommes demandé si la température optimale de germination des graines traitées différait de celle des graines non traitées. Il existe en effet chez certaines espèces affectées d'une inhibition tégumentaire deux températures optimales de germination : l'une en présence d'obstacles germinatifs, l'autre sans obstacles (MAIRONE & GESLOT, 1987 ; GESLOT *et al.*, 1988).

En choisissant le traitement thermique donnant les meilleurs résultats, à savoir 80°C pendant 30 minutes, nous avons testé avec les graines des stations 5 et 6 l'influence de la température de germination à 10, 15, 20, 25 et 30°C, avec comme témoins les lots de graines non prétraitées. Les lots sont ensuite déposés dans les enceintes de culture, à la lumière ou à l'obscurité continues pour chaque température testée.

Expression des résultats

Nous considérons qu'une graine a germé lorsque la radicule perce le tégument (COME, 1970). Les comptages sont effectués tous les jours pendant 60 jours après le semis. A partir de ces données sont établies les courbes de germination qui expriment l'évolution du pourcentage cumulé de germinations en fonction du temps. Les pourcentages sont calculés en ne tenant compte que des graines non germées indemnes d'infestation microbienne en fin d'expérience.

Afin d' apprecier la vitesse de germination nous avons indiqué, au moins pour la première série d'essais, le temps de latence qui est le temps nécessaire à la manifestation de la première germination.

Chaque test germinatif n'a été effectué que sur un seul lot de 50 graines. Toutefois, les expériences menées par HOSSAERT-PALAUQUI (1980) sur 4 lots de 50 graines d'*Ulex minor* Roth. et par PEREIRAS *et al.*, (1985) sur 6 à 10 lots de 50 graines d'*Ulex europaeus* L., donnent des résultats homogènes.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

GERMINATION DES GRAINES NON TRAITÉES

Les taux de germination obtenus sont rassemblés dans le tableau II. Les pourcentages restent faibles dans l'ensemble (4 à 28%) avec cependant une valeur un peu plus élevée à 10 ou 15°C à l'obscurité selon les stations.

On peut noter que le taux et la vitesse de germination n'évoluent pas toujours dans le même sens. En effet, les graines de certains lots germent rapidement mais en petit nombre alors que d'autres lots présentent des taux germinatifs plus élevés pour des temps de latence plus longs. Ce phénomène a déjà été signalé (MALCOSTE, 1968 ; COME, 1970). Toutefois, remarquons que les temps de latence augmentent, selon les stations, aux températures basses et/ou élevées.

La comparaison des stations entre elles, pour une température donnée, montre que la station 2 se distingue par des taux généralement plus importants que les autres stations ainsi que par des temps de latence plus courts (TAB. II, FIGS. 1 et 2). Les graines de cette station semblent posséder une plus grande capacité germinative.

Aucune germination ne s'est produite dans les lots placés à 40°C, bien que toutes les graines se soient imbibées au bout de quelques jours. Ceci laisserait supposer que le tégument devient perméable à l'eau sous l'action d'une température relativement élevée. Malgré cela, les graines sont incapables de germer à cette température.

En ce qui concerne les essais pratiqués sur les graines de la station 5 en lumière continue, les taux maximums s'obtiennent là encore à des températures basses ou moyennes (TAB. II). La majorité des lots placés à l'obscurité ou en photopériode naturelle germent mieux que les lots exposés à la lumière continue. La lumière paraît donc avoir une action légèrement défavorable sur la germination des graines non traitées.

Les graines de la station 6 se caractérisent par une capacité germinative apparemment médiocre, quelles que soient les conditions thermiques ou lumineuses : globalement, les taux de germination sont les plus bas et les temps de latence les plus longs.

L'analyse de ces premiers résultats laisse donc apparaître dans l'ensemble une faible capacité germinative des graines, probablement due à une imperméabilité à l'eau du tégument. Néanmoins, la gamme thermique optimale se situe vraisemblablement, toutes stations confondues, entre 10°C et 20°C. Remarquons surtout que la gamme thermique dans laquelle la germination est possible, bien que faible, est relativement étendue : à 30°C à l'obscurité, 3 lots sur 5 sont encore capables de germer.

Les graines de la station 5 semblent affectées d'une légère photosensibilité négative, ce qui reste à confirmer. On peut se demander si cette réaction est en relation avec les conditions de croissance sous couvert arboré, dans une station exposée au nord. EVENARI (1965, *in* MALCOSTE, 1970) a observé que l'environnement lumineux des pieds-

TABLEAU II.– Taux de germination (%) et temps de latence (jours) obtenus à différentes températures après 60 jours à l'obscurité.
Germination rates (%) and latency periods (days) obtained under diferent temperatures after 60 days in obscurity.
Légende : * = lots placés en photopériode naturelle (mars à mai). *Sets submitted to natural photoperiod (March to May).*

N° station	Températures					
	10°C	15°C	20°C	25°C	30°C	40°C
1 obsc.	14 - 6 j.	14 - 9 j.	6 - 9 j.	4 - 44 j.		
2 obsc.	24 - 6 j.	28 - 6 j.	61* - 6 j.	28 - 8 j.	14 - 22 j.	0
3 obsc.	14 - 26 j.	28 - 11 j.	16 - 6 j.	10 - 19 j.	0	0
4 obsc.	9 - 9 j.	15 - 9 j.	10 - 6 j.	4 - 48 j.	0	0
5 obsc.	26 - 24 j.	12 - 6 j.	29* - 6 j.	13 - 13 j.	10 - 22 j.	0
lum.	12 - 19 j.	15 - 6 j.	16 - 23 j.	2 - 38 j.	0	
6 obsc.	6 - 48 j.	10 - 16 j.	6 - 4 j.	4 - 19 j.	10 - 31 j.	0
lum.	4 - 43 j.	4 - 16 j.	6 - 26 j.	4 - 22 j.	4 - 20 j.	
Variation des %	4 à 26	4 à 28	6 à 16	2 à 28	0 à 14	0

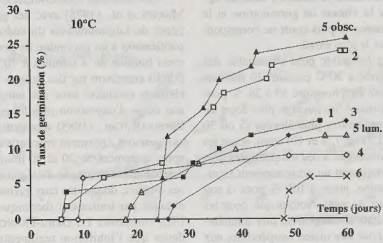


FIG. 1.– Evolution du taux de germination à 10° C à l'obscurité de graines non traitées.
Evolution of germination rate under 10° C in obscurity, of non treated seeds.

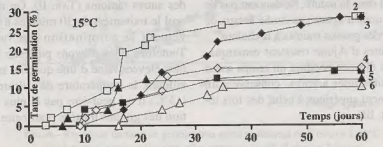


FIG. 2.– Evolution du taux de germination à 15° C à l'obscurité de graines non traitées.
Evolution of germination rate under 15° C in obscurity, of non treated seeds.

mères agissait sur le degré de photosensibilité des graines de *Diplotaxis harra*, plante d'origine désertique. De même, MINEAU & PUECH (1985) ont mis en évidence l'influence de quelques caractéristiques du biotope de prélèvement sur la photosensibilité des graines d'espèces de la garrigue languedocienne.

Il est donc possible que des facteurs physiques autres que la lumière, notamment la température et l'hygrométrie, déterminent les caractéristiques germinatives des graines pendant leur maturation sur les pieds-mères, ce qui expliquerait les variations constatées entre des lots de provenance différente.

INFLUENCE D'UN PRÉ-TRAITEMENT THERMIQUE HUMIDE SUR LE TAUX ET LA VITESSE DE GERMINATION

Le tableau III recense les résultats obtenus après les 8 chocs thermiques variables en intensité et en durée. Il permet de constater d'emblée qu'un tel choc améliore considérablement les performances germinatives des graines d'Ajonc, pour la majorité des traitements et la totalité des stations.

L'analyse des figures 3 à 10 met en évidence que l'efficacité d'un traitement varie en fonction de trois facteurs : la provenance des graines, la température appliquée et la

durée d'exposition. Mentionnons là encore l'absence apparente de relation entre la vitesse de germination et le taux final, le temps de latence le plus court ne correspondant pas forcément au taux le plus élevé.

Le traitement le plus favorable pour l'ensemble des stations semble être un choc à 80°C pendant 30 minutes (61 à 98 % de germination, FIG. 6, contre 10 à 28 % pour les témoins, FIG. 2). Cependant, un passage plus court ou de même durée à des températures plus élevées (5 ou 30 minutes à 120°C ou 150°C, FIG. 7, 8 et 10) et/ou, selon les stations, une exposition prolongée à des températures plus basses (FIG. 3, 4 et 9) provoquent un accroissement significatif du taux de germination, jusqu'à 100 % pour la station 5 (test à 60°C pendant 30 min). Notons que, pour les lots 6, les meilleurs résultats s'enregistrent aux températures les plus élevées et, pour une même température, aux durées d'application les plus longues, alors que les graines non traitées donnent les taux les plus faibles parmi l'ensemble des stations. Toutefois, un passage trop prolongé à 120°C inhibe totalement la germination des lots 1 et 5.

Lors des traitements aux températures élevées, nous avons remarqué que quelques germinations anormales se produisaient : l'hypocotyle et les cotylédons se développaient avant la radicule. Il est à croire que de telles germinations, si elles se produisent dans la nature, ne donnent pas de plantules viables bien que nous n'ayons pas étudié le taux de survie des plantules issues des graines traitées à la chaleur.

Malgré cela, les graines d'Ajonc résistent remarquablement aux températures élevées pendant un temps assez bref, puisque les quatre lots traités à 150°C conservent un pouvoir germinatif nettement supérieur à celui des lots témoins (de 69 à 92 %, TAB. III).

Ces résultats sont comparables à ceux obtenus par MARTIN *et al.*, (1975) avec des graines de différentes espèces de Légumineuses du sud-est des Etats-Unis : ils parviennent à un maximum de germination avec un traitement humide de 4 minutes à 70°C. HOSSAERT-PALAUQUI (1980) enregistre sur des graines d'*Ulex minor* Roth. des résultats similaires avec une température plus basse mais une durée d'exposition plus longue (60°C pendant 24 h). PEREIRAS *et al.*, (1985) montrent que les graines d'*Ulex europaeus* L. germent respectivement à 75 % et 74 % après traitement de 20 et 30 minutes à 80°C. De plus, la scarification mécanique du tégument, également testée par ces auteurs, donne des taux germinatifs supérieurs à ceux obtenus par traitement thermique. Dans ses travaux sur *Ulex europaeus* L., GEHU-FRANCK (1974) a mis en évidence que l'inhibition tégumentaire pouvait être également supprimée par scarification chimique.

Trois stations se détachent nettement de l'ensemble par leur réponse germinative aux traitements appliqués : ce sont les stations 2, 4 et 5.

Les lots de la station 2 montrent des taux de germination inférieurs à ceux des graines des autres provenances, quel que soit le pré-traitement (FIG. 3, 4, 5 et 6), alors que le lot non traité atteint un pourcentage supérieur à ceux des autres témoins (TAB. II). On remarque également que seul le traitement de 30 minutes à 80°C accroît significativement la germination par rapport au lot témoin. Toutefois, nous n'avons pu tester l'effet des températures plus élevées faute d'une quantité suffisante de graines. Par ailleurs, la température de culture choisie pour ces tests (15°C) n'est peut-être pas la plus favorable à la germination des graines traitées pour cette station. L'efficacité des

TABLEAU III.– Taux de germination (%) obtenus à 15° C à l'obscurité, 60 jours après traitement thermique humide.
Germination rates (%) obtained under 15° C in obscurity, 60 days after moist high temperature treatment.

N° station	Pré-traitements thermiques								
	40°C 24 h	60°C 30 min	60°C 2h	80°C 5 min	80°C 30 min	120°C 5 min	120°C 30 min	150°C 5 min	Témoin
1 obsc.	14	32	58	24	86	74	0	69	14
2 obsc.		20	22	13	61				28
3 obsc.		73	87		94	88			28
4 obsc.	96	87	98	88	96	66	59	92	15
5 obsc.	92	100	98	96	98	96	0	88	12
lum.					88				15
6 obsc.	12	75	71	63	94	75	95	92	10
lum.					98				4

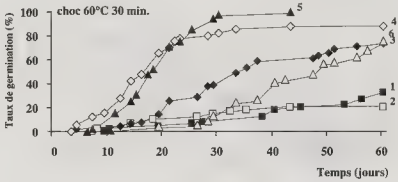


FIG. 3.– Evolution du taux de germination après traitement de 30 minutes à 60°C.
Evolution of germination rate after exposure to 60° C during 30 minutes.

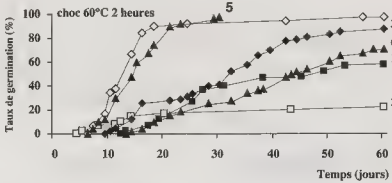


FIG. 4.– Evolution du taux de germination après traitement de 2 heures à 60°C.
Evolution of germination rate after exposure to 60° C during 2 hours

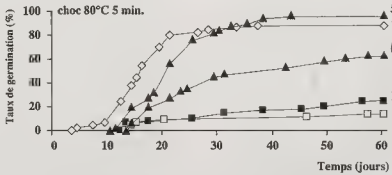


FIG. 5.– Evolution du taux de germination après traitement de 5 minutes à 80°C.
Evolution of germination rate after exposure to 80° C during 5 minutes.

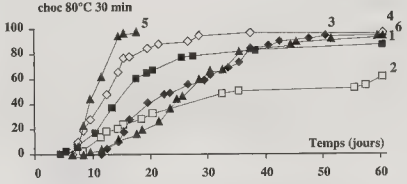


FIG. 6.– Evolution du taux de germination après traitement de 30 minutes à 80°C.
Evolution of germination rate after exposure to 80° C during 30 minutes.

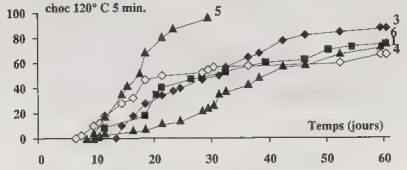


FIG. 7.– Evolution du taux de germination après traitement de 5 minutes à 120° C.
Evolution of germination rate after exposure to 120° C during 5 minutes

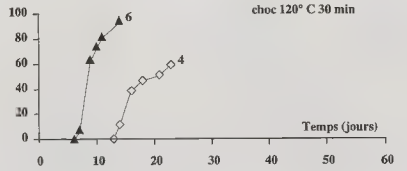


FIG. 8.– Evolution du taux de germination après traitement de 30 minutes à 120° C.
Evolution of germination rate after exposure to 120° C during 30 minutes.

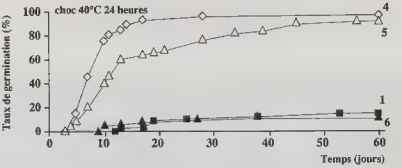


FIG. 9.– Evolution du taux de germination après traitement de 24 heures à 40°C.
Evolution of germination rate after exposure to 40-C during 24 hours.

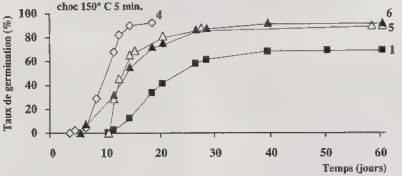


FIG. 10.– Evolution du taux de germination après traitement de 5 minutes à 150° C.
Evolution of germination rate after exposure to 150° C during 5 minutes.

traitements sur les graines provenant des stations 4 et 5 est particulièrement visible sur les courbes de germination (FIG. 3 à 10). Les meilleurs traitements donnent des résultats allant, pour les lots 4, de 87 à 98 % avec le plus souvent le temps de latence le plus court, et pour les lots 5, de 88 à 100 % avec un temps de latence égal ou légèrement supérieur.

Il est donc évident que les graines d'*Ulex parviflorus* Pourr. sont affectées d'une dormance apparente imposée par l'imperméabilité du tégument, dont l'intensité semble varier en fonction de l'origine des graines et conditionne leur sensibilité à la chaleur. Cette dormance est facilement levée par un passage à une température relativement élevée. Les taux les plus bas obtenus pour chaque station peuvent traduire soit une persistance de l'inhibition tégumentaire, soit l'apparition d'une nouvelle dormance induite par les températures élevées (thermodormance : COME, 1970), soit une détérioration de l'embryon.

Pour tenter d'expliquer ces variations dans les réponses germinatives, on peut évidemment penser à l'influence des facteurs stationnels, notamment les facteurs climatiques qui pourraient agir pendant la formation et la maturation des graines sur les pieds-mères, déterminant ainsi l'intensité de la dormance tégumentaire des graines mûres et par conséquent leur sensibilité aux facteurs de l'environnement pendant la germination. Nous avons déjà mentionné, à ce sujet, les travaux d'EVENARI (1965) sur les variations de photosensibilité des semences de *Diplotaxis harra* en fonction du photo-environnement des pieds-mères. L'environnement thermique et hygrométrique est donc lui aussi susceptible d'intervenir sur le degré de la dormance tégumentaire dont sont pourvues les graines de l'Ajonc à petites fleurs. Une étude sur des graines de *Robinia pseudoaccacia* L. (BARTON, 1965) montre que l'imperméabilité du tégument varie en fonction de l'hygrométrie pendant la maturation des semences, un climat aride favorisant la for-

TABLEAU IV.– Taux de germination (%) obtenus sous différentes conditions thermiques et lumineuses, 60 jours après traitement de 30 minutes à 80° C.
Germination rates (%) obtained under different temperatures and light conditions, 60 days after exposure to 80° C during 30 minutes.

N° station	Lots	10°C lum.	obsc.	15°C lum.	obsc.	20°C lum.	obsc.	25°C lum.	obsc.	30°C lum.	obsc.
5	traité	77	76	88	92	94	83	90	77	32	96
	témoin	12	26	15	12	16	29*	2	13	0	10
6	traité	88	96	98	92	90	100	98	92	88	100**
	témoin	4	6	4	10	6	6	4	4	4	10

* = Lots placés en photopériode naturelle.
Sets treated by natural photoperiod.
** = Toutes les graines n'ayant pas germé (16/50) ont moisi.
All not germinated seeds (16/50) were mouldy.

mation de téguments durs. Chez des graines de Rosier hybride, l'intensité de la dormance est liée à la température régnant durant les dernières semaines de maturation (STOKES, 1965).

A la lumière de ces résultats, on peut donc supposer que les graines provenant des stations découvertes les plus sèches, à savoir les stations 1, 3 et 6, possèdent un tégument plus dur et imperméable, ce qui expliquerait les taux élevés obtenus aux pré-traitements les plus chauds et les plus longs. Les résultats enregistrés avec les graines de la station 5, plus humide, tendraient à prouver que le tégument est plus perméable. Le degré de la dormance serait donc moindre et celle-ci plus facile à éliminer. Ces résultats suggèrent que la structure du tégument subit des modifications provoquées par certains facteurs climatiques stationnels, modifications entraînant des variations de la perméabilité à l'eau. Mais il ne faut pas oublier que l'influence du milieu résulte de l'interaction de nombreux paramètres abiotiques et biotiques (tels que la concurrence inter-spécifique par exemple). Des facteurs intrinsèques, comme l'âge des pieds, ne sont pas non plus à négliger.

RECHERCHE DES CONDITIONS OPTIMALES DE GERMINATION DES GRAINES PRÉ-TRAITÉES À LA CHALEUR HUMIDE

L'observation du tableau IV met en évidence que, lorsque l'obstacle tégumentaire est levé, la germination se produit dans des proportions significativement supérieures aux témoins, quelles que soient les conditions thermiques ou lumineuses et la provenance des graines. Seules les graines dormantes paraissent donc sensibles à la température pendant la germination.

Par ailleurs, les graines dont l'inhibition tégumentaire est levée ne sont pas photosensibles, la germination se produisant aussi bien à la lumière qu'à l'obscurité. La photosensibilité nécessitant, en général, l'intégrité des enveloppes séminales (ROLLIN, 1968 ; COME, 1970), il est difficile d'expliquer le faible taux du lot 5 à 30°C en lumière continue. Il est possible qu'une dormance secondaire induite par l'éclairement prolongé (photodormance : COME, 1970) combinée à l'effet de la température ralentisse la germination.

Au vu de ces résultats, il apparaît donc, qu'une fois leur dormance tégumentaire supprimée, les graines d'Ajonc germent rapidement et en grand nombre, sans exigences thermiques et lumineuses précises, contrairement aux graines dormantes qui semblent plus sensibles à la température de germination.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La stratégie de reproduction d'*Ulex parviflorus* Pourr. se dégage de l'ensemble des données obtenues

Les graines sont affectées d'une inhibition germinative due à l'imperméabilité à l'eau du tégument. L'intensité de cette inhibition et les faibles capacités de germination qui en découlent semblent en partie conditionnées par les caractéristiques du biotope des pieds-mères. L'hypothèse selon laquelle l'influence des facteurs du milieu s'exercerait pendant la maturation des graines dans les gousses expliquerait les variations de sensibilité à la cha-

leur et de potentialité germinative des graines de différentes provenances, mais reste à vérifier.

L'accroissement des taux de germination après passage à des températures élevées laisse présager l'importance du feu sur la levée de dormance des graines, la chaleur ayant vraisemblablement pour effet de scarifier le tégument (MARTIN *et al.*, 1975 ; VUILLEMIN & BULARD, 1981). Nos résultats sont compatibles avec les températures enregistrées par TRABAUD (1979) au cours d'incendies dans une garrigue de chêne kermès, précédemment mentionnées. De plus, l'ouverture du milieu après incendie et l'augmentation de la quantité d'éléments minéraux (TRABAUD, 1983) permettent aux plantules de trouver des conditions lumineuses et nutritionelles favorables à leur développement.

Même en l'absence d'incendie, les graines qui sont disséminées en mai-juin peuvent être soumises, à la surface du sol, à des températures relativement élevées pendant les journées d'été, particulièrement dans les stations non arborées, à recouvrement arbustif peu dense.

Une fois la dormance tégumentaire ainsi levée, les graines seraient aptes à germer rapidement lorsque les conditions hydriques redeviennent favorables, c'est-à-dire à la reprise automnale des pluies, sans exigences thermiques strictes. Par ailleurs, les graines dormantes peuvent trouver à l'automne des conditions thermiques correspondant à leur optimum de germination et germer en petit nombre pendant cette période. D'un point de vue écologique, la possibilité, pour des semences, de germer dans une gamme étendue de températures peut s'interpréter comme une adaptation à la colonisation de milieux variés.

Cependant, dans le cas où des germinations se produisent en masse à l'automne après levée de l'obstacle tégumentaire, l'efficacité de la dormance, qui assure la survie de l'embryon pendant la période estivale défavorable, est remise en question car de nombreuses plantules risquent d'être détruites pendant les hivers particulièrement froids et secs.

Or, en l'absence d' incendie, une réserve de graines plus ou moins enfouies dans le sol peut se constituer à partir des semences dont la dormance n'aura pas été supprimée pendant l'été, du fait des différences individuelles de sensibilité à la chaleur ou des variations du micro-environnement Ces graines peuvent devenir progressivement aptes à germer sous l'action prolongée du froid hivernal conjugué à l'humidité du sol, action qui est bien connue pour éliminer l'inhibition tégumentaire des semences de nombreuses espèces (COME, 1970). Il en résulte un étalement de la germination dans le temps qui augmente les chances de survie de l'espèce par production de plantules à des périodes plus favorables, notamment au printemps. Ces germinations tardives pourront compenser les pertes hivernales dans la population de plantules.

BIBLIOGRAPHIE

ARIANOUTSOU, M. & MARGARIS, N. S., 1981. – Early stages of regeneration after fire in a phryganic ecosystem (east mediterranean). I. Regeneration by seed germination *Biol. Ecol. médit.*, VIII (3-4) : 119-128

BARBERO, M., 1981. – Les fruticées de la zone bioclimatique méditerranéenne à chêne pubescent : structure, dynamique, zonage, utilisation et protection, biomasse. *Forêt Méditerranéenne*, III (2) : 101-114.

BARTON, L. V., 1965. – Dormancy in seeds imposed by the seed coat. *Encycl. Plant Physiol.*, Springer-Verlag, Berlin, XV : 727-745.

BELHASSEN, E., POMENTE, D., TRABAUD, L. & GOUYON, P. H., 1987. – Recolonisation après incendie chez *Thymus vulgaris* L. : résistance des graines aux températures élevées. *Acta Œcol , Œcol Plant.*, 8(22), n°2 : 135-141

BOLOS, (de) O. & VIGO, J., 1984. – *Flora dels Pasos Catalans.*, tome I, Barcino Ed., Barcelone

CAVAZZA, L., 1950. – Recherches sur l'imperméabilité des graines dures chez les Légumineuses. *Ber. Schweiz. bot Ges.*, 60 : 596-610.

COME, D., 1970. – *Les obstacles à la germination*, Masson et Cie Ed , Paris : 162 p.

FORGEARD, F & TOUFFET, J., 1978. – Etude des premiers stades de développement de l'Ajonc d'Europe (*Ulex europaeus*) lors de la recolonisation d'une lande incendiée. *Botanica Rhedonica*, sér. A, n° 16 : 3-16.

GEHU-FRANCK, J., 1974. - *Contribution à l'étude auto- et synécologique de l'Ajonc d'Europe* (*Ulex europaeus* L.). Thèse de Doctorat d'Etat en Pharmacie, Université de Lille II : 372 p.

GESLOT, A., CONNAULT, C. & BONIN, G., 1988. – Etude expérimentale des conditions de la germination *in vitro* des semences de *Jasminum officinale* L. *Rev. Cytol. Biol. végét Bot.*, 11 : 213-225.

GOMA TCHIMBAKALA, J. & TOUFFET, J., 1982. – Etude des conditions de germination de quelques espèces recolonisatrices des landes incendiées. *Botanica Rhedonica*, série A, n°17 : 57-69

HOSSAERT-PALAUQUI, M., 1980. – Régénération d'une lande après incendie. II- Reproduction sexuée et capacité de germination d'*Ulex minor* Roth. (*Ulex nanus* Sm.). *Bull. Ecol.*, 11 (3) : 387-392

MAIRONE, Y. & GESLOT, A , 1987. – Etude expérimentale des conditions de la germination in vitro des semences de *Jasminum fruticans* L. *Ecologia Mediterranea*, XIII (3) : 3-10.

MALCOSTE, R., 1968. – Un problème écologique : la germination des semences dans les conditions naturelles. *Ann. Biol.*, VII(5-6) : 241-274.

MARTIN, R. E., MILLER, R. L. & CUSHWA, C. T., 1975. - Germination response of legume seeds subjected to moust and dry heat. *Ecology*, 56 : 1441-1445

MINEAU, H. & PUECH, S., 1985. – Quelques données à propos du polymorphisme germinatif chez des espèces de la garrigue languedocienne *Ecologia Mediterranea*, XI (2-3) : 41-54.

MOLINIER, R., 1981. – *Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône*. Imprimerie Municipale, Marseille : 375 p.

OUSTRIC, J , 1985. – *Contribution à l'étude de la germination de trois espèces de Cistes : C. albidus* L., *C. monspeliensis* L , *C. salvifolius* L. D. E. A. Ecologie, U. S. T. L., Montpellier : 35 p.

PELLEGRIN, F., 1908. – Recherches anatomiques sur la classification des Genêts et des Cytises. *Ann. Sci. Nat , série 9, Bot.*, VII : 129-320.

PEREIRAS, I., PUENTES, A. & CASAL, M., 1985. – Efecto de las altas temperaturas sobre la germinacion de las semilias del tojo (*Ulex europaeus* L.). *Studia Œcologica*, VI : 125-133.

PITOT, A , 1935. – Le tégument des graines de Légumineuses. *Bull. Soc. Bot. France*, 82 : 307-308

ROLLIN, P., 1968. – La photosensibilité des graines. *Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét.*, 14 (1) : 47-63.

STOKES, P., 1965. – Temperature and seed dormancy. *Encycl. Plant Physiol.*, Springer-Verlag, Berlin, XV (2) : 746-803.

TRABAUD, L., 1979. – Etude du comportement du feu dans la garrigue de Chêne kermès à partir des températures et des vitesses de propagation. *Ann Sci. For.*, 36 : 13-88.

TRABAUD, L., 1983. – The effects of different fire regimes on soil nutrient levels in Quercus coccifera garrgue. *In* : : KRUGER, F. J., MITCHELL, D. T. & JARVIS, J. U. M., (eds), *Mediterranean-type Ecosystems. The role of nutrients*. Springer-Verlag, Berlin : 233-243

TRABAUD, L. & OUSTRIC, J., 1989 a. – Comparaison des stratégies de régénération après incendie chez deux espèces de cistes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, vol. 44.

TRABAUD, L. & OUSTRIC, J., 1989 b. – Heat Requirement for Seed Germination of Three *Cistus* Species in the Garrigue of Southern France. *Flora*, 183 : 321-325.

TROUMBIS, A. & TRABAUD, L., 1986. – Comparison of reproductive biological attributes of two Cistus species. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, vol. 7 (21), n°3 : 235-250.

TUTIN, T. G , HEYWOOD, V. H , BURGES, N. A., MOORE, D. M., VALENTINE, D. M., WALTERS, S. M. & WEBB, D. A., 1968. – *Flora Europaea*, 5 tomes, University Press, Cambridge.

VUILLEMIN, J. & BULARD, C., 1981. – Ecophysiologie de la germination de *Cistus albidus* (L.) et *Cistus monspeliensis* (L.). *Naturalia Monspeliensia, série Bot.*, 46 : 1-11.

WATSON, D. P., 1948. – Structure of the testa and its relation to germination in the Papilionaceae tribes Trifoliae and Loteae. *Ann. Bot. (London)*, 12 : 385-409.

WHITTAKER, E. & GIMINGHAM, C. H., 1962. – The effects of fire on regeneration of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. from seed. *Journal of Ecology*, 50 : 815-822.

Bull. Ecol., t. 23 (3-4) 1992 : 131-138

LA VÉGÉTATION DES SOLS RÉCENTS DANS LE SUD-OUEST MALGACHE : EXEMPLE DE TULÉAR

II - LA SÉRIE HYGROPHILE*

Marc THOMASSON et Geneviève THOMASSON

Université Pierre et Marie Curie (Paris VI)
Laboratoire de Botanique Tropicale - 12, rue Cuvier, 75005 Paris

SUMMARY
(original scientific paper)

THE VEGETATION OF RECENT SOILS IN THE SOUTH-WEST OF MADAGASCAR : EXAMPLE OF TULEAR II - HYGROPHILOUS SUCCESSION.
During the drying of briny back mangrove marshes, two possibilities for the evolution of the vegetation can be suggested, each of it ending at a mainland thicket. The first corresponds to swift modification of texture and moisture of soils, the second takes place toward hygrophilous grasslands (on damp soils) which composition is variable with moisture, salinity and sandy deposits

KEY WORDS : Madagascar - Recent soils - Hygrophilous vegetation - Successions of vegetation - Dynamism of vegetation

RÉSUMÉ
(travail original)

Au cours de l'assèchement de marécages saumâtres d'arrière-mangrove, deux voies évolutives de la végétation semblent possibles, aboutissant chacune à un fourré de terre ferme : l'une, directe, qui correspond à une modification rapide de la texture et de l'humidité du sol, liée à des apports sableux éoliens ; l'autre, sur sols frais à éléments fins, via des prairies hygrophiles dont la composition varie en fonction de l'humidité, de la salinité et des apports sableux contribuant à surélever le substrat.

MOTS CLÉS : Madagascar - Sols récents - Végétation hygrophile - Séries de végétation - Dynamisme de la végétation.

INTRODUCTION

L'étude que nous avons entreprise a pour but de préciser l'évolution des peuplements végétaux pionniers occupant les sols récents du delta du Fiherenana. Cette évolution aboutit, via des peuplements à dominante herbacée (certains exclusivement herbacés), à des fourrés qui représentent le type de végétation climacique du Sud-Ouest malgache.

Dans le premier volet de cette étude (THOMASSON & THOMASSON, 1992), nous avons fourni quelques éléments concernant le climat, les sols, la végétation et la méthodologie employée. Nous rappellerons très brièvement que le climat de Tuléar, de type subaride (MORAT, 1969), est caractérisé par une pluviosité moyenne faible (350 mm par an) et très variable d'une année à l'autre ; la température moyenne est de 24 °C avec une amplitude annuelle voisine de 7 °C. Un climogramme est fourni figure 1.

Nos conclusions reposent sur une analyse différentielle des contenus spécifiques de relevés d'une superficie de 100 m² et sur l'analyse des cooccurrences spécifiques. Quelques transects illustrent nos résultats, accompagnés de notes pédologiques sommaires (les textures ont été appréciées au toucher, sur échantillons de sol humidifiés).

Les groupements végétaux de la série hygrophile occupent les sols les plus frais de la plaine de Tuléar. Dérivés de sols de mangrove isolés des influences maritimes par des cordons dunaires, ces sols sont initialement à éléments fins dominants et plus ou moins inondés ; leur

*Manuscrit reçu le 3 décembre 1991 ; version révisée acceptée pour publication le 20 août 1992.

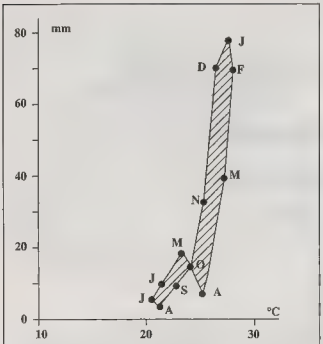


FIG. 1.– Climogramme de Tuléar.
Climogram of Tulear.

TABLEAU I – Valeurs des taux d'humidité et de salinité (évaluation du contenu en NaCl) mesurés dans deux sols portant l'un un peuplement de *Cyperus laevigatus* pur, l'autre un peuplement de *Sporobolus virginicus* pur. Les deux sols sont distants de 6 mètres (prélèvements effectués le 22 mars 1979).
Moisture and salinity (evaluation of NaCl concentration) levels estimated in two soils, the one with Cyperus laevigatus *only and the other with* Sporobolus virginicus *only. The two soils are 6 metres apart (samples on March 22nd, 1979).*

	Profondeur du sol	Humidité	Salinité
Cyperus laevigatus	0-4 cm	21,7 %	0,81 %
	4-5 cm	29 %	1,24 %
	5-8 cm	22,7 %	0,69 %
	8-11 cm	36,1 %	–
Sporobolus virginicus	0-4 cm	19 %	4,1 %
	4-5 cm	22 %	1,6 %
	5-8 cm	20,5 %	1,31 %
	8-11 cm	20,2 %	2,20 %

FIG. 2.– Carte de Madagascar. En encadré : détail des environs de Tuléar montrant la localisation des transects décrits dans le texte.
Map of Madagascar. In frame : localization of the described transects near Tulear

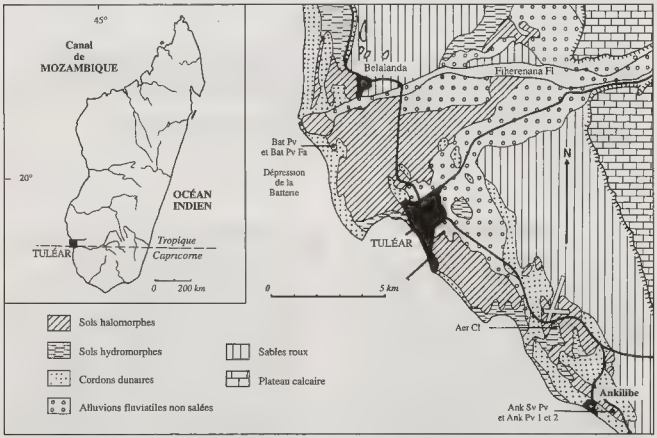
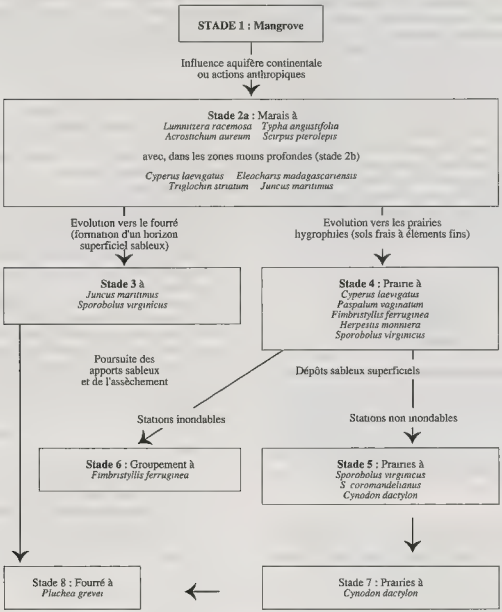


TABLEAU II.– Schéma évolutif de la série hygrophile. *Evolutive diagram of the hygrophilous succession*



assèchement progressif, accompagné ou non d'un colmatage sableux, se traduit par la transformation de groupements palustres en peuplements de terre ferme. Du fait de leur origine, ces sols peuvent être plus ou moins salés et certaines de nos observations ont ainsi été faites sur des sols cartographiés comme halomorphes, en particulier dans les dépressions de la Batterie et d'Ankilibe (FIG. 2).

LES MARAIS A *TYPHA ANGUSTIFOLIA*

Les termes initiaux de cette série sont à rechercher dans les zones d'arrière-mangrove de type estuarien : "dans plusieurs cas, ces mangroves estuariennes sont bordées de marécages saumâtres où prospèrent Typhacées et Cypéracées tandis que, dans d'autres cas, ce sont des évaporites desséchées qui leur succèdent vers l'intérieur des terres » (WEISS, 1973b).

Ces marais semblent avoir succédé à la mangrove et correspondent, selon WEISS (1973a) « *à l'arrivée en surface de la nappe phréatique de la région* ». Pour sa part, LEBIGRE (1988) considère ces marais comme le résultat d'une dégradation par l'homme de la mangrove, qui ne peut se reconstituer dans les zones dessalées (voir TAB. II). L'eau de ces marais est en effet peu salée : moins de 0,5 g de NaCl/litre d'après BIGOT (1971) ; les mesures de WEISS (1973a) font apparaître, dans le marais à *Typha* situé au Nord de Belalanda, une salinité de 1,55 g/l.

A côté d'espèces d'arrière-mangrove (*Lumnitzera racemosa, Acrostichum aureum*) qui généralement se confinent à la bordure ou aux parties les moins profondes du marais, la végétation est largement dominée par *Typha angustifolia* (qui peut par places former des peuplements purs) accompagné de *Scirpus pterolepis* (TAB. II, stade 2a). Dans les parties peu profondes, habituellement non inondées pendant la saison sèche, peuvent se rajouter en proportions variables :

Cyperus laevigatus
Eleocharis madagascariensis
Triglochin striatum
Juncus maritimus.

La surélévation du substrat par accumulation des débris végétaux se traduit par un assèchement progressif du marais. Les espèces les plus hygrophiles (*Typha angustifolia, Scirpus pterolepis, Eleocharis madagascariensis*) régressent alors, et deux voies évolutives semblent possibles, l'une vers un fourré de terre ferme, l'autre vers des prairies hygrophiles - qui pourront elles-mêmes constituer un prélude au fourré.

EVOLUTION VERS UN FOURRE DE TERRE FERME

Cette voie évolutive semble correspondre à une modification de la texture et de l'humidité du sol liée à des apports sableux d'origine éolienne qui se mélangent aux éléments fins du sol du marais.

Cyperus laevigatus disparaît progressivement cependant que *Juncus maritimus* devient dominant, soit sous forme de peuplements denses (marais du Sud de l'aéroport, où il est par places accompagné d'*Imperata cylindrica*), soit sous forme de touffes disjointes (Sud-Ouest de l'aéroport) entre lesquelles s'installe bientôt *Sporobolus virginicus* (TAB. II, stade 3).

Les apports de sable se poursuivant et celui-ci devenant le constituant majoritaire des horizons superficiels du sol, *Pluchea grevei* commence à se développer, d'abord sous forme d'individus isolés, plus tard en peuplement dense, et on passe ainsi au fourré à *Pluchea grevei* (TAB. II, stade 8).

EVOLUTION VERS LES PRAIRIES HYGROPHILES

Structure de ces prairies.– Les éléments fins dominent ici dans les horizons superficiels du sol. La végétation se présente sous l'aspect d'une prairie de 10 à 20 cm de hauteur où on rencontre en proportions variables (TAB. II, stade 4) :

Cyperus laevigatus
Paspalum vaginatum
Fimbristylis ferruginea
Herpestis monniera

Triglochin Striatum peut persister dans les zones basses du groupement. *Sporobolus virginicus* apparaît dans les zones plus élevées correspondant aux sols les moins frais, souvent par ailleurs plus salés (voir TAB. I ; *Sporobolus virginicus* est, selon BREEN *et al.*, 1977, une espèce tolérant des salinités supérieures à 10 ‰ mais dont la germination est inhibée par un excès d'humidité).

La description de trois transects permet de préciser la structure de ces peuplements.

- Transect Aer Cl, effectué dans la dépression de l'aéroport le 13 mars 1986 (longueur 10 m).

Le sol comporte un horizon A_o brun de 0 à 4 cm qui surmonte un horizon gris noirâtre s'étendant de 4 à 10 cm ; plus bas, le sol devient argileux, brun jaune.

Le long du transect, on rencontre 6 espèces (cette prairie correspond au stade 4 du TAB. II) dont les recouvrements linéaires (pourcentage de la longueur du sol recouverte par l'espèce considérée) sont les suivants (FIG. 3) :

Cyperus laevigatus (60,9 %)
Sporobolus virginicus (42,4 %)
Paspalum vaginatum (36,2 %)
Herpestis monniera (24,3 %)
Triglochin striatum (3,2 %)
Fimbristylis ferruginea (2,2 %)

- Transect Bat Pv, effectué dans la dépression de la Batterie le 14 mars 1986 (longueur 10 m).
Profil du sol :

0 - 9 cm : A_o limono-argileux, brun ;
9 - 16 cm : argile noirâtre ;
16 - 34 cm : sable jaune avec nombreuses taches d'oxydation ;
34 cm et plus bas : sable grisâtre correspondant vraisemblablement à un niveau réducteur ; la nappe est à 42 cm.

La végétation se présente ici comme une prairie (TAB. II, stade 4) où *Paspalum vaginatum* est l'espèce dominante (avec 96 % de recouvrement linéaire), accompagné seulement de *Sporobolus virginicus* (16,5 % de recouvrement linéaire ; voir la FIG. 4).

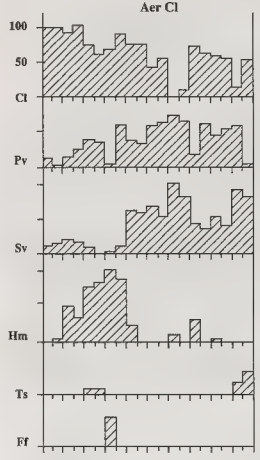


FIG 3.– Transect Aer Cl. Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces. Cl : *Cyperus laevigatus* ; Pv : *Paspalum vaginatum* ; Sv : *Sporobolus virginicus* ; Hm : *Herpestis monniera* ; Ts : *Triglochin striatum* ; Ff : *Fimbristylis ferruginea*.

Transect Aer Cl. Variations of linear covering of species (in %). Cl : Cyperus laevigatus *; Pv :* Paspalum vaginatum *; Sv :* Sporobolus virginicus *; Hm .* Herpestis monniera *; Ts :* Triglochin striatum *; Ff :* Fimbristylis ferruginea.

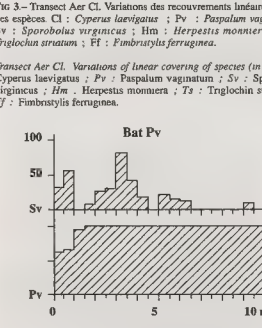


FIG. 4.– Transect Bat Pv . Mêmes légendes que pour la figure 3.

Transect Bat Pv Same legends as figure 3

- Transect Ank PV 1 et 2, effectué dans la dépression d'Ankilibe le 4 avril 1986 (longueur 20 m).

Profil du sol :

0 - 10 cm : A_O brun clair ;

10 - 24 cm : horizon gris foncé, vraisemblablement réducteur, mouillé ;

24 - 57 cm : horizon gris clair, trempé, surmontant un niveau induré.

Trois espèces se rencontrent le long du transect (qui correspond au stade 4 du TAB. II) avec, pour recouvrements linéaires (voir FIG. 5) :

Paspalum vaginatum (96,3 %)
Cyperus laevigatus (32,5 %)
Sporobolus virginicus (0,9 %)

Les trois exemples ci-dessus permettent de dégager les faits suivants :

- Les sols portant ces prairies sont caractérisés par la présence, sous A_O, d'un horizon sombre à éléments fins dominants, les horizons inférieurs étant beaucoup plus clairs et souvent de texture plus grossière.

- Malgré l'homogénéité physionomique de ces prairies, leur composition floristique et le recouvrement des espèces constitutives se révèlent assez variables dans le détail.

Evolution de ces prairies.– Généralement liée à des apports sableux provenant des cordons dunaires voisins et qui vont constituer les nouveaux horizons superficiels des sols, l'évolution de ces prairies sera illustrée par deux transects.

- Transect Ank Sv Pv, effectué le 4 avril 1986 dans la dépression d'Ankilibe et faisant suite à Ank Pv 1 et 2 ; longueur 10 m (voir FIG. 5).

Sol :

Dans la partie haute du transect :

0 - 13 cm : horizon A_O, brun clair, à structure massive. Transition nette et irrégulière avec un horizon beige. Nappe à 62 cm.

Au contact avec Ank Pv 1 (partie basse du transect) :

0 - 12 cm : horizon A_O, brun clair.
Transition nette avec un horizon brun noirâtre qui va de 12 à 35 cm. Au-delà de 35 cm, horizon gris beige noyé. Nappe à 35 cm.

Flore :

Dans la partie haute du transect (stade 5 du TAB. II) :
Sporobolus virginicus (dominant)
S. coromandelianus
Cynodon dactylon.

Dans la partie basse (stade 4 du TAB II) :
Paspalum vaginatum (dominant)
Sporobolus virginicus
Cyperus laevigatus.

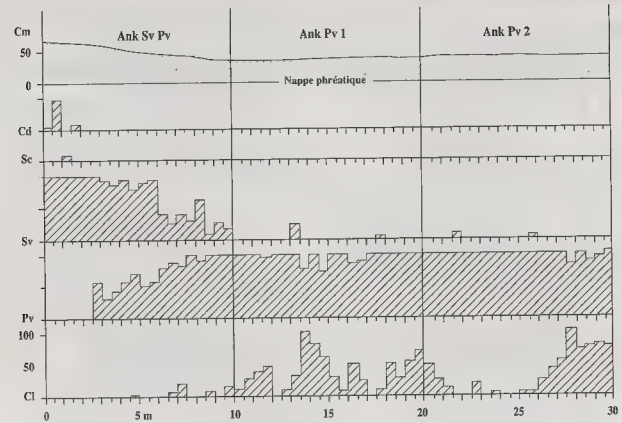


FIG. 5. Transects Ank Sv Pv et Ank Pv 1 et 2. Variations des recouvrements linéaires (en %) des espèces et profil topographique.
Cd : *Cynodon dactylon* ; Sc : *Sporobolus coromandelianus* ; Sv : *S. virginicus* ;
Pv : *Paspalum vaginatum* ; Cl : *Cyperus laevigatus*

Transects Ank Sv Pv and Pv 1 & 2. Variations of linear covering of species (in %) and topographic profile. Cd : Cynodon dactylon ; *Sc* : Sporobolus coromandelianus ; *Sv* : S. virginicus ; *Pv* : Paspalum vaginatum ; *Cl* : Cyperus laevigatus.

Les apports sableux issus de la dune voisine conduisent donc à une modification profonde de la composition floristique de la prairie : cependant que les espèces hygrophiles disparaissent, *Sporobolus virginicus* devient largement dominant. Lorsque les apports sableux sont suffisants, de nouvelles espèces s'installent (*Sporobolus coromandelianus, Cynodon dactylon*). Parallèlement, on assiste à la disparition de l'horizon sombre situé sous A_O.

Dans cet exemple, les apports sableux transforment la prairie hygrophile en une prairie à *Sporobolus virginicus* (TAB. II, stade 5), celle-ci pouvant à son tour, si des apports sableux continuent à surélever le substrat, laisser la place à une prairie à *Cynodon dactylon* (TAB. II, stade 7). Cette évolution est très comparable à celle décrite par TROCHAIN (1940) au Sénégal. L'embuissonnement de la prairie à *Cynodon* pourra par la suite conduire à un fourré à *Pluchea grevei* (TAB. II, stade 8).

- Transect Bat Pv Fa, effectué le 14 mars 1986 dans la dépression de la Batterie (longueur 10 m).

Situé près de Bat Pv, ce transect (FIG. 6) montre la transition entre la prairie à *Paspalum vaginatum* (stade 4 du TAB. II) et le groupement à *Fimbristylis abbreviata* (stade 6 du TAB. II).

Sol :

Sous la prairie à *Paspalum* (Partie basse du transect) :

0 - 9 cm : horizon A_O limono-argileux, brun.

9 - 16 cm : argile noirâtre.

16 - 34 cm : sable jaune avec nombreuses taches d'oxydation.

34 cm et plus bas : sable grisâtre correspondant vraisemblablement à un niveau réducteur. La nappe est à 42 cm.

A l'autre extrémité du transect (partie haute) :

Profil entièrement sableux devenant grisâtre au niveau de la nappe (qui est à **75 cm**) ; traces d'oxydation à partir de 58 cm ; la structure est particulaire dans tout le profil, sauf de 0 à 2 cm où s'observe une tendance massive.

Flore :

Dans la partie la plus basse du transect :

Paspalum vaginatum (dominant)
Sporobolus virginicus.

A l'autre extrémité du transect :

Sporobolus virginicus
Fimbristylis abbreviata
Lippia nodiflora.

Les apports sableux se traduisent ici tout d'abord par la disparition de *Paspalum vaginatum, Sporobolus virginicus* formant alors un peuplement monospécifique (partie médiane du transect) ; des apports sableux plus importants entraînent l'apparition de nouvelles espèces (*Lippia nodiflora, Fimbristylis abbreviata*), cependant que la densité de *Sporobolus* diminue. Parallèlement à l'ensablement superficiel du sol, il y a disparition de l'horizon sombre sous A_O.

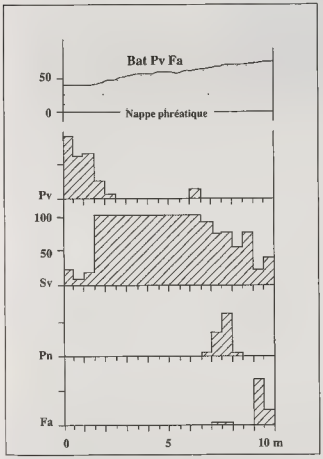


FIG. 6.– Transect Bat Pv Fa. Mêmes légendes que pour la figure 5. Pv : *Paspalum vaginatum* ; Sv : *Sporobolus virginicus* ; Pn : *Lippia (Phyla) nodiflora* ; Fa : *Fimbristylis abbreviata.*

Transect Bat Pv Fa Same legends as figure 5. Pv : Paspalum vaginatum *; Sv :* Sporobolus virginicus *; Pn .* Lippia (Phyla) nodiflora *; Fa* Fimbristylis abbreviata.

Dans cet exemple, les apports sableux conduisent au remplacement de la prairie hygrophile à *Paspalum* par un peuplement à *Fimbristylis abbreviata* qui représente un stade plus hygrophile que la prairie à *Sporobolus virginicus* : localisé fréquemment dans les parties basses des dépressions interdunaires, ce peuplement est susceptible de subir de brèves périodes d'inondation. Si les apports sableux se poursuivent, ce peuplement peut évoluer vers le fourré à *Pluchea grevei* (TAB. II).

CONCLUSION

Structure et flore des groupements végétaux de la série hygrophile dépendent étroitement de la profondeur moyenne de la nappe phréatique qui, dans les parties déprimées, arrive en surface. Dans les zones inondées de façon quasi permanente domine *Typha angustifolia* accompagné d'un cortège de Monocotylédones hygrophiles (Cypéracées, Juncacées, Juncaginacées) dont certaines tolèrent une émersion plus prolongée et préfèrent les zones les moins profondes fréquemment exondées. L'accumulation des débris végétaux ainsi que des apports sableux éoliens entraînent l'élévation du niveau du sol et l'assèchement progressif du marais. Parallèlement le peuplement végétal se modifie, avec élimination des espèces les plus hygrophiles remplacées par des Graminées et une Dicotylédone herbacée (*Herpestis monniera*), et ainsi se met en place une prairie à dominante graminéenne. L'installation de *Pluchea grevei* annonce le stade final ligneux.

BIBLIOGRAPHIE

BIGOT, L., 1971. - Contribution à l'étude écologique des peuplements halophiles de la région de Tuléar III. Les « sansouires » et les marais. *Ann. Univ Mad., Sc.*, 8 : 81-94.

BREEN, C.M., EVERSON, C. et ROGERS, K., 1977. - Ecological studies on *Sporobolus virginicus* (L.) Kunth with particular reference to salinity and inundation. *Hydrobiologica*, 54 : 135-140.

LEBIGRE, J.M., 1988. - Le marais de la Tsiribihina à Madagascar. Paysage végétal et dynamique. *Bois et Forêts des Tropiques*, 215 : 37-60.

MORAT, P., 1969. - Note sur l'application à Madagascar du quotient pluviothermique d'Emberger. *Cah O.R.S.T.O.M.*, sér. Biol., 10 : 117-132.

THOMASSON, G. et M., 1992. - La végétation des sols récents dans le Sud-Ouest malgache. Exemple de Tuléar. Généralités et méthodes. I. La série des alluvions fluviatiles. *Bull. Ecol.*, 23 : 27-33.

TROCHAIN, J., 1940. - Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. *Mém. I FAN.*, 2, 433 p.

WEISS, H., 1973a. - Etude phytosociologique des mangroves de la région de Tuléar (Madagascar). II. La mangrove du Nord-Fiherenana. *Téthys* suppl. 5 : 315-334.

WEISS, H., 1973b. - Idem V. Conclusions. *Téthys*, 5 (2-3) : 511-526.

ANNEXE

LISTE DES ESPÈCES CITÉES DANS LE TEXTE

Achrosticum aureum L. (Fougères)
Cynodon dactylon (L.) Pers. (Graminées)
Cyperus laevigatus L. (Cypéracées)
Eleocharis madagascariensis Cherm. (Cypéracées)
Fimbristylis abbrevata Boeck (Cypéracées)
F ferruginea Vahl. (Cypéracées)
Herpestis monniera H.B. & K. (Scrophulariacées)
Imperata cylindrica Beauv. (Graminées)
Juncus maritimus Lamk (Juncacées)
Lippia nodiflora Michx. (Verbénacées)
Lumnitzera racemosa Willd. (Combrétacées)
Paspalum vaginatum Swartz (Graminées)
Pluchea grevei (Baillon) H. Humb. (Composées)
Scirpus pterolepis Kunth var. *littoralis* L. (Cypéracées)
Sporobolus coromandelianus (Retz.) Kunth (Graminées)
S. virginicus (L.) Kunth (Graminées)
Triglochin striatum Ruiz. et Pav. (Juncaginacées)
Typha angustifolia L. (Typhacées)

Bull. Ecol , t. 23 (3-4) 1992 : 139-149

UNE MÉTHODE D'APPROCHE QUANTIFIÉE DU DIAGNOSTIC PHYTOSOCIOLOGIQUE*

Jean BEGUINOT

Association Française de Lichenologie, Laboratoire de Cryptogamie, Case 33, Université PARIS VI, 7, quai St Bernard, 75252 Paris Cedex 05

SUMMARY
(original scientific paper)

A METHOD FOR A QUANTITATIVE APPROACH TO THE PHYTOSOCIOLOGICAL DIAGNOSTIC

The assessment of the phytosociological status of a vegetation stand relies on the connection of as many elementary sociological informations as co-occurring species on the stand. The elementary sociological informations are respectively infered from the proper affinities of each species for each of the synsystematic units. Yet, frequently, the species co-occuring on a given stand may differ more or less largely from each other according to their own sociological affinities, especially but not exclusively, when the ecological position of the stand is intermediate between two or several synsystematic units. Thus the phytosociological diagnosis of a stand may currently involve the cumulative combination of a number of more or less diverging elementary informations ; a matter sometimes difficult to cope with rigourously, using only the customary mental approach for diagnosis. This supports the interest in developing a relevant methodology for a quantitative assistance to phytosociological diagnosis when a fair degree of exactness and precision of analysis is required in practice, i.e. for large scale local analysis of vegetation bodies of relatively limited ecological range, typically of the order of a few adjacent associations. Accordingly, a methodology is proposed, based on Bayesian inference of cause probabilities, considered as the relevant formalism for phytosociological diagnosis. This approach aims to convert in a rigourous way the floristical data issued from a given stand in terms of probabilities of affiliation of the stand to such and such synsystematic units, or, alternately, in terms of sociological positionning of the stand with respect to the closest synsystematic units. The corresponding software, easily introduced into a pocket computer, allows rapid and improved phytosociological diagnosis in the field.

KEY WORDS : Phytosociology - Diagnostic - Quantitative methods - Bayesian statistics.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le diagnostic d'affiliation phytosociologique d'un site de végétation repose sur le cumul des informations sociologiques élémentaires apportées par chacune des espèces présentes sur le site, à raison des affinités particulières de chacune d'elles, vis-à-vis des différentes unités synsystématiques connues. Cependant, les informations élémentaires ainsi réunies ne sont pas toujours convergentes : souvent, en effet, les espèces co-occurentes sur un site écologiquement homogène diffèrent sensiblement entre elles quant à leurs affinités sociologiques, en particulier mais non exclusivement, quand la végétation du site est plus ou moins intermédiaire entre deux ou plusieurs unités synsystématiques. Ainsi, le diagnostic phytosociologique conduit-il souvent à composer un nombre important d'informations sociologiques élémentaires plus ou moins fortement divergentes, composition qui n'est alors pas toujours aisée à réaliser mentalement (selon la procédure classique de diagnostic à vue). D'où l'intérêt de développer une méthode quantitative d'assistance au diagnostic lorsqu'un certain niveau de précision est souhaitable en pratique, en particulier lors d'analyses locales à grande échelle intéressant des ensembles végétaux d'amplitudes écologiques relativement restreintes (typiquement de l'ordre de quelques associations adjacentes). Dans cette perspective, on décrit une méthode fondée sur l'inférence bayesienne de probabilités des causes, calquée, en la formalisant, sur la démarche diagnostique implicitement utilisée en phytosociologie classique. Cette approche vise à convertir de manière rigoureuse les données floristiques recueillies sur le site en termes soit de probabilités d'affiliations respectives du site à telle ou telle unité synsystématique, soit de positionnement sociologique relatif du site par rapport aux unités synsystématiques les plus proches. Le logiciel correspondant, aisément programmable sur micro-ordinateur de poche, permet d'affiner les diagnostics sur le terrain, pratiquement en temps réel.

MOTS CLÉS : Phytosociologie - Diagnostic - Méthodes quantitatives - Statistique bayesienne.

*Manuscrit reçu le 27 avril 1992 , version révisée acceptée pour publication le 12 octobre 1992.

INTRODUCTION

L'établissement du diagnostic d'affiliation phytosociologique d'un site de végétation consiste à réunir et composer les informations sociologiques élémentaires fournies par chacune des espèces présentes dans la liste floristique du site, afin d'en déduire l'affiliation préférentielle de celui-ci au sein d'un référentiel synsystématique.

Chaque espèce apporte un élément d'information sur le statut phytosociologique du site où elle est présente, à raison des affinités distinctes de cette espèce pour chacune des unités du synsystème (affinités exprimées par les probabilités respectives d'occurence de l'espèce dans chacune de ces unités). Ces affinités constituent les composantes de l'information sociologique élémentaire délivrée par l'espèce, soulignant ainsi le caractère essentiellement vectoriel de cette information : de fait, par sa présence, chaque espèce contribue à orienter le diagnostic d'affiliation sociologique du site qui l'héberge. (Cette notion d'information vectorielle est illustrée concrètement au paragraphe « Aide au diagnostic »).

Le diagnostic phytosociologique d'un site revient donc à réunir et composer autant d'informations élémentaires de nature vectorielle que sa liste floristique comporte d'espèces. Le résultat d'une telle composition vectorielle ne présente un caractère de relative évidence que dans la mesure où tout, ou une bonne majorité des vecteurs information, sont d'orientations à peu près convergentes. Tel n'est cependant pas le cas général ; la réunion sur un même site, écologiquement homogène, d'espèces à affinités sociologiques bien distinctes étant couramment observée. Cette coexistence d'espèces à affinités sociologiques plus ou moins divergentes est, bien entendu, de règle lorsque le site considéré se trouve en position écologique intermédiaire entre deux ou plusieurs unités synsystématiques adjacentes, cas d'ailleurs fréquemment rencontré sur le terrain (DAGET et GORDON 1982, OZENDA 1985, PELTIER 1985). Mais la coexistence d'espèces à affinités nettement divergentes est également susceptible d'être observée sur des sites cependant clairement référençables, en définitive, à une unité synsystématique bien déterminée, comme cela sera illustré plus loin par quelques exemples (§ « Aide au diagnostic »). Aussi, le diagnostic phytosociologique se présente-t'il souvent, en toute rigueur, comme un problème difficile, en raison même de la nature (nombre et divergences plus ou moins prononcées) des données floristiques vectorielles à composer. D'où une première raison d'envisager une approche quantitative permettant de composer les informations élémentaires issues de ces données de manière aussi rigoureuse que possible. D'autre part, le recours à une démarche quantitative trouve une seconde motivation dans le fait que le diagnostic lui-même a fréquemment lieu de s'exprimer de manière plus ou moins nuancée, en terme de rattachement partagé entre plusieurs unités synsystématiques adjacentes (sites en situations écologiques intermédiaires).

Ces deux arguments justifient donc l'intérêt d'élaborer une méthode quantitative d'aide au diagnostic, venant en soutien à la démarche habituelle de diagnostic à vue, formulé mentalement. L'objectif est d'exploiter aussi exactement et complètement que possible l'information floristique recueillie sur le terrain. Bien entendu, un tel souci de rigueur analytique ne s'impose pas dans la généralité des cas et la motivation d'y recourir apparaît avant tout fonction de l'échelle d'étude envisagée. Pour des études à faible échelle d'ensembles végétaux diversifiés (application de type cartographie régionale par exemple), le diagnostic à vue est sûrement le mieux approprié, le gain de rigueur et précision apporté par le diagnostic quantitatif risquant d'être alors d'intérêt limité et même inutilement encombrant à cette échelle. En revanche, pour des études à plus grande échelle, au sein d'ensembles végétaux d'amplitude écologique relativement restreinte (quelques associations adjacentes et leurs formes de transition par exemple) l'apport d'une aide au diagnostic peut se révéler souhaitable, voire nécessaire.

Ceci explique l'intérêt déjà porté au développement de méthodes susceptibles de répondre à ce besoin. Plusieurs approches ont ainsi été proposées : expression balancée du diagnostic (DELPECH 1984), diagnostic formulé dans le cadre conceptuel des ensembles flous (DE FOUCAULT 1986, DUPOUEY 1985). Cependant, ces méthodes ne nous semblent pas répondre de manière entièrement satisfaisante à la problématique évoquée, dans la mesure où elles s'écartent sur le plan formel de la démarche d'inférence statistique qui soustend fondamentalement le raisonnement diagnostique en phytosociologie (en raison même du caractère fréquentiel de la typification floristique des unités synsystématiques : *cf.* paragraphe suivant).

La méthode développée ici s'inscrit délibérément dans ce schéma de raisonnement inférentiel, en utilisant le formalisme approprié d'analyse des probabilités des causes (Statistique bayesienne, LAZAR et SCHWARTZ 1967). Après une brève description de la méthode et de son déroulement, le parti qui peut en être tiré est illustré par quelques exemples d'applications.

CARACTÈRE D'INFÉRENCE STATISTIQUE DU RAISONNEMENT DIAGNOSTIQUE EN PHYTOSOCIOLOGIE

Les unités de base du référentiel synsystématique (associations) sont typifiées au moyen de caractères floristiques exprimés de manière fréquentielle : la liste des fréquences respectives des espèces au sein du tableau de relevés définissant l'association.

L'observation d'une espèce donnée sur un site fournit alors un élément d'information diagnostique sur le statut phytosociologique du site considéré. Cette observation de présence permet en effet d'inférer les probabilités d'appartenance du site à telle ou telle association ; probabilités qui sont respectivement proportionnelles aux fréquences d'occurrence de l'espèce considérée dans chacune de ces associations. L'information diagnostique complète, fournie par l'ensemble des espèces de la liste floristique du site, est alors obtenue en cumulant de manière appropriée - conforme aux lois de la statistique - les probabilités d'affectation déduites de l'occurrence sur le site de chacune des espèces de sa liste floristique. Comme il vient d'être signalé, cette opération d'inférence statistique est au cœur même du diagnostic phytosociologique, même si, classiquement, elle est raisonnée de manière implicite plutôt qu'explicitement quantifiée. En définitive, c'est parce que la typification floristique des associaons est, par nature, fréquentielle que le diagnostic phytosociologique est, par essence, probabiliste.

On notera que ce caractère probabiliste du diagnostic ne s'oppose nullement à la possibilité de rattachement déterministe et sans ambiguité d'un relevé à une association particulière, mais l'inclut comme cas particulier ; celui où :

- d'une part, l'association considérée est strictement disjointe floristiquement de chacune des associations adjacentes grâce à l'existence d'un lot caractéristique d'espèces différentielles absolues (espèces chacune rigoureusement absente dans l'une au moins des associations adjacentes et qui, réunies, singulariserait strictement l'association qu'elles définissent ainsi par rapport à l'ensemble des associations adjacentes. Voir à ce sujet les réserves émises par GOUNOT 1969, p. 128 dans le cas de typification manuelle) ;

- d'autre part, ce lot minimal d'espèces différentielles absolues est bien effectivement réuni sur le site à classer, autorisant ainsi une stricte affiliation de celui-ci à l'association considérée. Or, cette dernière circonstance est ordinairement assez rarement réalisée, même lorsque le site relève bien, écologiquement, de l'association considérée. Par exemple, une association supposée singularisée au moyen d'un lot minimal de quatre espèces, chacune présente à fréquence 1/2 dans l'association, ne voit concrètement la réunion de ce lot caractéristique minimal dans ses individus qu'une fois sur seize (0.5 à la puissance 4).

Ainsi, le diagnostic phytosociologique correspond-il, en toute généralité, à une démarche à caractère inférentiel probabiliste (incluant la possibilité de rattachements déterministes le cas échéant). On montrera ci-après que cette démarche s'inscrit exactement dans le formalisme de la Statistique bayesienne d'analyse de la probabilité des causes.

PRINCIPE DE LA MÉTHODE

Soit à rendre compte, au moyen de l'analyse de relevés floristiques, de la végétation d'un territoire donné, supposée couvrir plusieurs associations adjacentes et leurs formes de transition. Désignons par X = 1 à N les N associations ainsi concernées. On les supposera préalablement décrites dans la littérature, conformément aux méthodes de la phytosociologie sigmatiste, chacune étant caractérisée par sa liste de fréquences floristiques déduite de son tableau de relevés-type. Soit alors à diagnostiquer, de manière aussi exacte que possible, le statut phytosociologique d'un site donné de ce territoire, à partir de son relevé de végétation R.

La présence d'une espèce donnée i dans le relevé R fournit un élément d'information sur le statut phytosociologique du site concerné, en termes de probabilités respectives d'appartenance de celui-ci à chacune des N associations considérées. Ces probabilités peuvent être calculées au moyen de l'analyse statistique bayesienne, dite de probabilités des causes (LAZAR et SCHWARTZ, 1967). Ainsi, conformément au théorème de Bayes, la probabilité d'appartenance à une association donnée G (parmi les N considérées), d'un relevé contenant l'espèce i s'écrit :

$$P(G, i) = p(i, G) / \sum_{X} p(i, X) \qquad (1)$$

où p (i, X) désigne la probabilité de présence de l'espèce i dans l'association X et $\sum_{X}$ symbolise la sommation sur X = 1 à N.

Les probabilités p (i, X) ne sont pas directement connues, mais chacune d'elles peut être estimée à partir de la fréquence correspondante (n_{iX}/n_X) d'occurrence de l'espèce i parmi les n_X relevés du tableau typifiant l'association X : voir inférence des probabilités de présence au § « Données relatives…espèces ». (Dans la mesure où l'on pourrait admettre de négliger l'aléa statistique d'échantillonnage, c'est-à-dire pour des effectifs n_X importants, chaque probabilité de présence p (i, X) s'identifierait à la fréquence d'occurrence correspondante n_{iX}/n_X. Il vient alors immédiatement, d'après (1) :

$$P(G, i) = (n_{ig} / n_g) / \sum_{X} (n_{iX} / n_X) \qquad (2)$$

P (G, i), probabilité qu'un relevé appartienne à l'association G, du fait de l'occurrence de i, constitue aussi une bonne mesure du caractère différentiel relatif de l'espèce i en faveur de l'association G (dans le contexte des N associations considérées). On notera également que cette équation justifie et formalise la relation de proportionnalité, énoncée au paragraphe « Caractère d'inférence… phyto-

sociologie », entre probabilité d'affectation d'un relevé à telle association, du fait de la présence observée d'une espèce donnée dans ce relevé, et fréquence de cette espèce dans l'association considérée.

Maintenant, de manière générale, un relevé R est caractérisé, non pas seulement par la présence d'une espèce, mais par sa liste floristique complète [R], comportant r espèces. Il est habituellement convenu, en phytosociologie (GUINOCHET 1973, p. 55 et 57, BEGUINOT 1988), d'admettre que la présence ou non d'une espèce sur un site n'y affecte pas les probabilités d'occurrence des autres espèces, de sorte que les probabilités de présence des espèces sur un même site sont considérées comme mutuellement indépendantes (et liées prioritairement aux conditions écologiques du site et aux affinités écologiques propres à chaque espèce). Cette hypothèse, qui revient à négliger les interactions entre individus, est en tout état de cause, nécessaire à tout traitement statistique de données de présences-absences. Dans ces conditions, la probabilité de présence simultanée des r espèces de la liste floristique de R, dans un site qui releverait de l'association X, serait égale au produit des probabilités de présences individuelles p (i,X) de chacune d'elles dans X, soit :

$$\prod_{i} (p\,(i, X)) \qquad (3)$$

où $\prod_{i}$ symbolise la factorisation étendue aux r espèces i (= 1 à r) de la liste floristique de R.

Le théorème de Bayes permet alors d'exprimer la probabilité P(G,[R]) d'appartenance à l'association G d'un relevé R, compte tenu de sa liste floristique [R] :

$$P(G,[R]) = \prod_{i} p\,(i, G) \,/\, \sum_{x} \left(\prod_{i} p\,(i, X)\right) \qquad (4)$$

$\prod_{i}$ ayant la signification précédemment mentionnée et $\sum_{x}$ symbolisant, on le rappelle, la sommation sur les N associations X = 1 à N. Cette expression peut être formulée en fonction des fréquences observées sur tableaux-types d'assocations (n_{iX}/n_X) sous les mêmes conditions restrictives que l'équation (2) vis-à-vis de (1).

L'équation (4) signifie que la probabilité d'appartenance à l'association G d'un relevé R est égale au produit des fréquences dans G de chacune des espèces rencontrées dans R, rapporté à la somme des produits de fréquences, ainsi calculés pour chacune des N associations considérées.

Ainsi, par exemple, le positionnement par rapport à trois associations A, B, C, d'un relevé R contenant 4 espèces (1, 2, 3, 4) dont les fréquences dans chacune des associations sont indiquées dans le tableau ci-dessous,

	A	B	C
1	0,50	0,30	0,10
2	0,60	0,40	0,60
3	0,20	0,05	0,40
4	0,05	0,10	0,40
Produits des fréquences par association	0,0030	0,0006	0,0096
Somme des produits	0,0030 + 0,0006 + 0,0096 = 0,0132		

s'exprime par les trois probabilités d'appartenance de R respectivement aux associations A, B, C :

P(A,[R]) = 0.0030/0.0132 = 23 %
P(B,[R]) = 0.0006/0.0132 = 5 %
P(C,[R]) = 0.0096/0.0132 = 72 %

L'équation (4) montre encore que le cumul des informations élémentaires livrées par chaque espèce de la liste floristique n'est pas simplement additif, mais répond à une loi moins triviale. On vérifie en particulier, comme on pouvait logiquement s'y attendre, une saturation progressive du cumul d'informations à mesure que s'ajoute l'observation d'espèces livrant chacune des informations élémentaires de même sens.

Enfin, en pratique, l'expression (4) met notamment en évidence de quelle manière la probabilité d'appartenance de R à G dépend :

a/- du degré d'information discriminante apportée par chaque espèce au travers de ses probabilités de présence p (i, X) respectives dans chaque association,

b/- du nombre de sources d'informations indépendantes, ainsi constituées par chacune des r espèces observées dans le relevé R, informations qui se composent dans la fonction produit $\prod_{i}$ étendue à ces r espèces.

On remarquera, pour terminer, que le formalisme issu de cette approche probabiliste du positionnement [équation (2)] s'identifie, à une constante multiplicative près, à l'expression de l'Indice Fréquentiel d'Affinité Relative, dérivé de manière tout à fait indépendante dans le cadre de l'analyse quantitative des liaisons entre espèces (BEGUINOT 1985, 1986, 1988). Cette convergence remarquable résulte, en fait, des contraintes formelles communes imposées par le respect de critères généraux d'invariance (BEGUINOT 1989 b).

Remarque

Jusqu'à présent, n'ont été considérées comme sources d'information sur le statut sociologique d'un site que les présences d'espèces sur ce site. En vue d'affiner le diagnostic, il y aurait également lieu, symétriquement, d'envisager l'apport complémentaire d'informations liées aux absences d'espèces constatées sur ce site, informations s'exprimant en fonction des fréquences de non-ocurrence (1-p (i, X)) de ces espèces dans chacune des unités X. Toutefois, la prise en compte complémentaire des absences d'espèces doit être envisagée avec prudence. En effet, si la présence d'une espèce est systématiquement porteuse d'information écologique (appartenance du site au domaine écologique de l'espèce), son absence peut traduire aussi bien une incompatibilité écologique du site - effectivement informative sur le statut de celui-ci - que résulter plus banalement d'une contingence environnementale restreignant l'accès au site des diaspores correspondantes. Dans ce dernier cas, l'absence de l'espèce est évidemment dépourvue de valeur diagnostique en termes purement écologiques.

La prise en compte des absences d'espèces, comme source complémentaire d'informations permettant d'affiner le diagnostic, ne peut donc être envisagée de manière systématique mais doit être motivée. Elle se justifie lorsque l'on a de bonnes raisons de considérer l'existence d'un apport effectif des diaspores correspondantes sur le site. Tel est par exemple le cas lors de la comparaison des végétations epiphytes corticoles colonisant deux essences forestières croissant en mélange. Il y a alors lieu de considérer la contribution diagnostique apportée par l'absence d'une espèce donnée sur l'une des essences dès lors que cette espèce est par ailleurs observée à fréquence non nulle sur l'autre.

La prise en compte de l'information diagnostique apportée par l'absence d'une espèce s'effectue de manière similaire à ce qui vient d'être établi pour sa présence. Simplement, on se réfère alors aux probabilités de non-occurrence (1-p (i, X)) au lieu des probabilités d'occurrence correspondantes p (i, X). Ainsi, l'absence d'une espèce donnée i sera intégrée dans l'équation (4) au moyen d'un facteur supplémentaire (1-p (i, G)) au numérateur et des facteurs supplémentaires (1-p (i, X)) au dénominateur de cette équation.

MÉTHODOLOGIE PRATIQUE

DONNÉES RELATIVES AUX AFFINITÉS SOCIOLOGIQUES DES ESPÈCES

L'expression du diagnostic phytosociologique d'un relevé de végétation suppose la connaissance préalable des affinités sociologiques propres à chacune des espèces présentes. Ces affinités s'expriment de manière quantitative par les probabilités de présence de chaque espèce i dans chacune des unités synsystématiques X considérées (probabilités p (i, X) intervenant dans la formulation (4) du diagnostic).

Ces probabilités p (i, X) sont évidemment directement reliées aux fréquences d'occurrence correspondantes (n_{iX}/n_X) lues pour chaque espèce i dans le tableau de relevés typifiant l'unité X, tel que fourni par la littérature. Toutefois, comme déjà souligné, l'identfication de la probabilité à la fréquence observée n'est qu'asymptotiquement exacte ; l'écart à l'identité étant d'autant plus grand que l'effectif de relevés du tableau X est réduit et la fréquence observée (n_{iX}/n_X) voisine de 0 ou de 1, en raison de l'aléa statistique d'échantillonnage.

En pratique, compte tenu de l'effectif forcément fini et parfois réduit des tableaux de relevés typifiant les unités, il est donc recommandé d'inférer statistiquement les valeurs des probabilités d'occurrence p (i, X) à partir des fréquences d'occurrence $f = (n_{iX}/n_X)$ lues dans les tableaux typifiant les unités synsystématiques prises en référence pour le diagnostic (plutôt que de simplement les identifier à ces fréquences).

La méthode de calcul de la probabilité inférée à partir de la fréquence observée a été décrite antérieurement (JEUNE 1982, BEGUINOT 1989 a). Par commodité, la figure 1 fournit directement la correspondance graphique entre fréquence lue $f = (n_{iX}/n_X)$ et probabilité inférée résultante

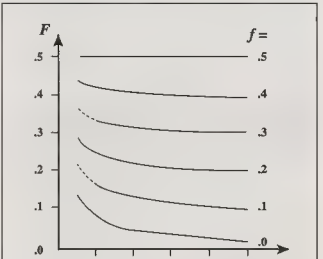


FIG. 1 - Probabilité d'occurrence F d'une espèce, telle qu'inférée à partir de sa fréquence de présence observée f sur un effectif n_x de relevés.
Occurrence probability, F, as infered from observed occurrence frequency, f, among n_x samples.

$F = p(j, X)$, en fonction de l'effectif de relevés, n_X figurant dans le tableau typifiant l'unité X (pour les fréquences supérieures à 0.5, la relation est symétrique par rapport à l'horizontale $F = 0.5$).

Il convient bien sûr que les tableaux typifiant les unités synsystématiques considérées - tels que fournis par la littérature - respectent au mieux les règles d'homogénéité établies en phytosociologie sigmatiste (GUINOCHET 1973, GOUNOT 1969), de sorte que les fréquences (n_{iX}/n_X) qui y sont lues aient bien une signification écologique, implicite mais définie. A cet égard, on gardera notamment à l'esprit les réserves émises par GOUNOT 1969 p. 128, concernant la constitution manuelle des tableaux types de relevés.

DÉROULEMENT PRATIQUE DE L'ANALYSE DIAGNOSTIQUE

Soit à diagnostiquer les rattachements phytosociologiques de relevés effectués au sein d'une zone de végétation variée, intéressant par exemple trois associations A, B, C et leurs formes de transitions. Ces associations sont supposées déjà typifiées dans la littérature. De leurs tableaux types se déduisent les fréquences d'occurrence (n_{iA}/n_A), (n_{iB}/n_B),(n_{iC}/n_C)) de chaque espèce i dans chacun d'eux. Les probabilités d'occurrence correspondantes p (i, A), p (i, B), p (i, C) sont ensuite inférées à partir de ces fréquences conformément au paragraphe précédent, puis mises en mémoire. Le diagnostic de rattachement d'un relevé donné est alors obtenu en appliquant successivement aux trois associations A, B, C, l'équation (4) en prenant en compte à chaque fois l'ensemble des espèces présentes sur le relevé considéré. On obtient ainsi les probabilités d'affiliation P(A, [R]), P(B, [R]), P(C, [R]), du relevé R à chacune des trois associations A, B, C respectivement.

Nota : Il est recommandé de ne pas considérer dans la liste floristique les espèces qui se trouveraient être trop rares sur l'ensemble des associations de référence. En effet, l'estimation de leurs affinités respectives vis-à-vis de chacune des associations prises en référence risquerait d'être alors trop peu significative car trop fortement soumise à l'aléa statistique

En pratique, il apparaît ainsi souhaitable de ne pas retenir comme source d'information diagnostique toute espèce qui n'aurait pas un effectif de présence d'au moins 5 - préférentiellement au moins 10 - dans celle des associations prises en référence où elle est la mieux représentée

Situation de la méthode proposée par rapport aux analyses factorielles

La méthode de diagnostic quantifié qui vient d'être décrite permet de préciser le positionnement sociologique de relevés de végétation (ou bien encore d'espèces). En ce sens, elle présente une certaine similitude d'objectif avec les méthodes d'ordination du type analyse factorielle. Toutefois, elle se différencie radicalement de ces dernières méthodes par le fait que le positionnement des relevés est exprimé directement en référence aux unités systématiques, ce qui suppose donc que l'espace sociologique soit déjà préalablement structuré par les données de la typologie synsystématique. Par conséquent, la méthode proposée n'est, par construction, d'aucun secours dans le travail d'élaboration du synsystème. Son domaine d'utilisation, plus restreint que celui offert par l'analyse factorielle, est donc centré sur le diagnostic phytosociologique en référence à un cadre synsystématique préétabli. En revanche, dans ce domaine d'applications, la méthode proposée nous semble présenter deux avantages appréciables :

- simplicité et rapidité d'exploitation : la procédure de calcul, aisément programmable sur calculatrice de poche, permet d'établir le positionnement d'un relevé de végétation dans un délai inférieur à la minute. Ceci ouvre la possibilité d'effectuer des diagnostics quantifiés, en temps réel, sur les sites mêmes en cours d'étude,
- expression directe du diagnostic en termes de probabilités de rattachement aux unités synsystématiques, par conséquent sous une forme plus parlante et précise que ne le permet l'ordination des relevés dans un espace non préalablement structuré et dépourvu de métrique clairement interprétable. D'autre part, le diagnostic probabiliste permet d'emblée de contrôler le degré de signification statistique des écarts calculés à l'occasion d'une comparaison entre relevés ou groupes de relevés.

Variante de présentation du diagnostic

Une approche alternative consiste à formuler le diagnostic en termes :

- non pas de rattachement partagé du relevé considéré entre les unités de référence les plus voisines
- mais de positionnement sociologique de celui-ci par rapport à ces mêmes unités.

A cet effet, l'espace compris entre les unités de référence (associations) est préalablement discrétisé et l'évolution des fréquences d'occurrence des espèces entre associations fait, conventionnellement, l'objet d'une interpolation linéaire. Etendant alors à chaque point de la discrétisation, le formalisme développé précédemment pour les seules unités de référence, on obtient la distribution de probabilité de positionnement sociologique du relevé considéré. Ce développement particulier de la méthode fera l'objet d'une publication ultérieure.

EXEMPLE D'APPLICATIONS

Aide au diagnostic

Dans un premier exemple, on se propose de montrer l'aide que la méthode proposée est susceptible d'apporter au diagnostic phytosociologique classique.

En Bourgogne, les pelouses pâturées extensivement sur marnes oxfordiennes appartiennent au *Mesobromion* et plus précisément, sont habituellement affines au *Bromo-Chloretum perforliatae* ROYER 1973 avec, le cas échéant,

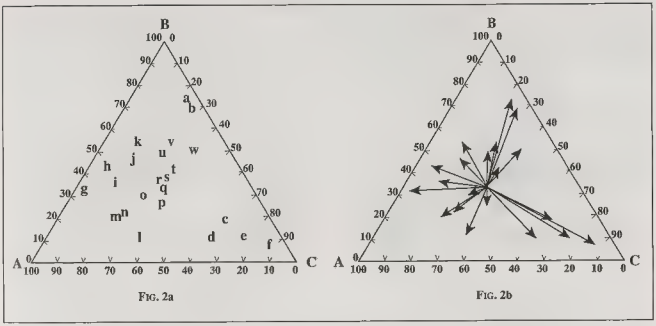


FIG. 2a FIG. 2b

FIG. 2 - Analyse des messages diagnostiques délivrés par chacune des espèces présentes sur une pelouse du Mesobromion. a)- affinités des espèces (codification dans le texte) exprimées par leurs probabilités d'occurrence respectives dans les trois associations principales A, B, C de l'Eu Mesobromion (les probabilités d'occurrence dans A, B, C se lisent sur les axes CA, AB, BC respectivement). b)- faisceau des vecteurs information élémentaire délivrés par chaque espèce présente sur la pelouse (déduit des affinités présentées figure 2a)

Diagnostic data delivered by each of occuring species in a stand refered to Mesobromion
-a) species sociological affinities (codification in the text) expressed as their respective occurrence probabilities in the three main associations A, B, C (occurrence probabilities in A, B, C are respectively wrriten on axes CA, AB, BC)
-b) the corresponding batch of elementary information vectors, associated to each of the occurring species

tendance vers le *Bromo-Festucetum lemanii* ROYER 1973, 1978 pour les faciès plus xériques, ou évolution progressive vers le *Coronillo-Brachypodietum* ROYER 1973 avec l'abandon croissant du pâturage. L'affiliation sociologique de ces pelouses est donc à considérer dans le cadre de ces trois associations du *Mesobromion*. D'une étude en cours sur le statut précis de ces pelouses relictuelles en Bourgogne méridionale (NECTOUX et LAROCHE, à paraître), nous extraierons quelques exemples de relevés typiques de cette végétation. Le diagnostic est établi en référence aux données typologiques de ROYER 1973 relatives à ces trois associations (après inférence des fréquences d'occurrence des espèces conformément aux paragraphes « Données relatives...espèces »).

Considérons un premier exemple de pelouse rassemblant les espèces suivantes (suivie d'une lettre d'identification).

Centaurium erythraea Rafn. (a)
Inula salicina L. (b)
Anacamptis pyramidalis (L.) RICH. (c)
Chamaespartium sagittale (L.) P. Gibbs (d)
Prunus spinosa L. (e)
Trifolium medium L. (f)
Globularia punctata Lapeyr. (g)
Linum tenuifolium L. (h)
Coronilla minima L. (i)
Genista pilosa L. (j)
Odontites lutea (L.) Clairv. (k)
Helianthemum nummularium (L.) Miller (l)
Thymus serpyllum L. (m)
Anthericum ramosum L. (n)
Euphorbia cyparissias L. (o)
Bromus erectus Huds (p)
Briza media L. (q)
Linum catharticum L. (r)
Carex flacca Schreb (s)
Juniperus communis L. (t)
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br. (u)
Genista tinctoria L. (v)
Cornus sanguinea L. (w)

La figure 2 rend compte graphiquement des informations élémentaires fournies par cette liste d'espèces relativement au statut de cette pelouse :

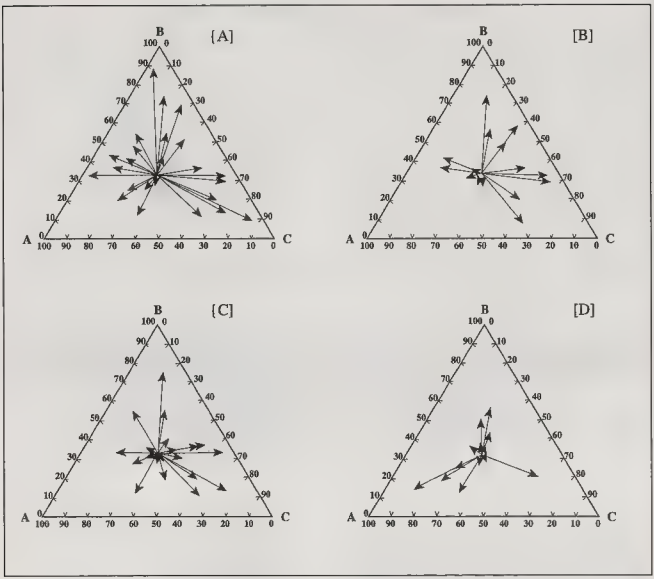


FIG. 3 - Faisceaux des vecteurs information respectivement fournis par les listes floristiques de quatre autres pelouses relevant du *Mesobromion*.
The batches of information vectors delivered by the respective florstical lists of four distinct stands of Mesobromion.

- sur la figure 2a) chacune des espèces (identifiée par sa lettre repère) est positionnée en rapport avec ses probabilités d'occurrence dans chacune des trois associations prises en référence : A = *Bromo-Festucetum*, B = *Bromo-Chloretum*, C = *Coronillo-Brachypodietum* (probabilités déduites, après inférence, des tableaux types de ROYER 1973).

- la figure 2b, déduite de la précédente, représente les vecteurs « information sociologique élémentaire » fournis par chacune de ces espèces. Chaque vecteur relie le centre du diagramme (absence d'information = équiprobabilité d'affiliation) au positionnement sociologique de l'espèce considérée. Le diagnostic d'affiliation de la pelouse résultera du cumul approprié de ces informations

vectorielles. A l'examen de la liste floristique ou mieux de la figure 2, on observe une bonne diversité de statut sociologique des espèces présentes sur cette pelouse qui réunit notamment des espèces différentielles du *Bromo-Chloretum* et surtout du *Coronillo-Brachypodietum*. Il en résulte une large dispersion d'orientation des messages diagnostiques délivrés par chacune des espèces (figure 2b) et alors même que, calculs faits, la pelouse considérée se révèle en définitive nettement affiliable au *Bromo-Chloretum* (avec une probabilité de 99 %) plutôt qu'à l'une ou l'autre des deux autres associations du *Mesobromion*. Une telle dispersion des messages fournis par la liste floristique d'un même site écologiquement homogène se rencontre communément, y compris comme on vient de le voir lorsque l'appartenance du site à une association définie est bien tranchée. Ceci rend alors délicat la formulation à vue d'un diagnostic d'affiliation suffisamment sûr et précis et motive l'intérêt de recourir à une procédure d'aide au diagnostic telle que celle proposée ici.

(Revenant à l'exemple traité, l'affiliation nette du site en faveur du *Bromo-Chloretum* s'explique bien entendu, non pas tant par l'intervention « positive » des espèces caractéristiques (d'ailleurs mieux représentées pour le *Coronillo-Brachypodietum*), que pr l'influence « négative » du lot d'espèces intermédiaires entre *Bromo-Festucetum* et *Bromo-Chloretum* (espèces g, h, i, j, k) qui s'opposent ici très fortement au rattachement au *Coronillo-Brachypodietum*).

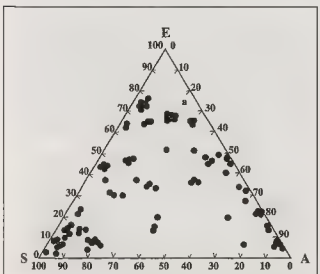


FIG. 4 - Statuts phytosociologiques de 91 relevés lichéniques corticoles en zone de bocage, exprimés en termes de probabilités de rattachement à chacune des trois unités *Parmelietum sulcatae* (S), *P elegantulae* (E), *Physcietum ascendentis* (A) (probabilités lues sur les axes AS, SE, EA respectivement).

Phytosociological status of 91 cortical lichens samples in a bocage area. Data in terms of affiliation probabilities to each of the three units S, E, A.

La figure 3a se rapporte à un cas semblable au précédent mais avec dispersion encore plus accusée des messages diagnostiques élémentaires de la liste floristique et, cependant, rattachement encore plus affirmé du site à une association définie *(Bromo-Chloretum* toujours), avec une probabilité supérieure à 99.9 %.

Les figures 3b à 3d rendent compte des messages floristiques relatifs à trois autres exemples de pelouses du *Mesobromion* :

- pelouse se révélant cette fois en position nettement intermédiaire entre associations adjacentes : probabilités d'appartenance du site aux associations A ou B ou C égales à 2 %, 66 % et 32 % respectivement (FIG. 3b).
- pelouse se réfélant affine du *Coronillo-Brachypodietum* (C) : probabilité de rattachement de 97 % en faveur de cette association et de 3 % au *Bromo-Chloretum* (FIG. 3c).
- pelouse en situation intermédiaire entre les trois associations, avec affinité préférentielle pour le *Bromo-Festucetum* (A) : probabilités d'appartenance à A ou B ou C respectivement égales à 86 %, 9 %, 5 % (FIG. 3d).

Analyse sociologique d'un échangillonnage de relevés de végétation

La végétation lichénique corticole des chênes formant haies en milieu bocager de l'Autunois-Charolais a fait l'objet d'une caractérisation sociologique détaillée à partir d'un ensemble de 91 relevés (BEGUINOT 1989 a). Un premier examen montre que ce système de végétation intéresse trois associations, essentiellement distinctes par leur nitrophilie croissante : *Parmelietum sulcatae* 1926 (S), *Parmelietum elegantulae* KLEMENT 1955 (E), *Physcietum ascendentis* FREY & OCHSNER 1926 (A). Une analyse sociologique plus fouillée de cette végétation épiphytique a ensuite été réalisée au moyen de la méthode précédemment décrite. Le diagnostic quantifié des affinités sociologiques propres à chacun des 91 sites de relevés a permis de dresser la carte de distribution des positionnements sociologiques de chacun d'eux : figure 4.

On constate que les différents sites de relevé occupent largement l'espace sociologique allant des formes les moins influencées par le contexte rudéral, proches du *Parmelietum sulcatae* (S) jusqu'aux plus nitrophiles, voisines du *Physcietum ascendentis* (A). La répartition des relevés n'est toutefois pas strictement homogène et révèle une légère tendance « parabolique » de S à A, résultant de la sous représentation relative des sites intermédiaires entre S et A et en même temps éloignés de E. Cette modalité de répartition des sites peut s'interpréter comme confirmation du positionnement intermédiaire de l'association E au long du gradient écologique dominant (nitrophilie) croissant de S à A.

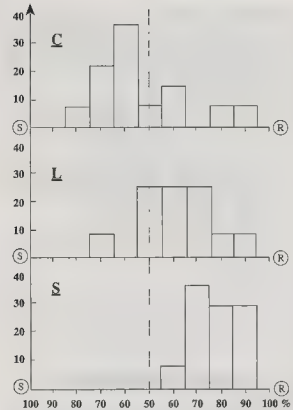


FIG. 5 - Histogrammes des positionnements probabilistes de relevés du *Parmelion caperatae* - réalisés en forêts sur terrains calcaires (C), limoneux (L), siliceux (S) - au long du gradient sociologique allant du *Parmelietum perlatae* (P) au *Parmelietum revolutae* (R).

Histograms of sociological positionning of lichenic samples from Parmelion caperatae, *between* Parmelietum perlatae *(P) and* Parmelietum revolutae *(R), Forests on limestone (C), limon (L) and acidic soils (S).*

Relation entre végétation lichénique corticole et nature du terrain

La relation susceptible d'exister entre végétation épiphytique corticole et nature du terrain est évidemment indirecte et, *a priori*, plus ténue que dans le cas de la végétation enracinée, d'où l'intérêt de recourir alors à une approche quantitative, plus précise que la simple référenciation typologique. L'examen de la végétation bryolichénique corticole forestière dans le centre de la France (BEGUINOT 1985) nous avait laissé soupçonner une tendance de liaison, au sein du *Parmelion caperatae* DELZENNE et GEHU 1978, entre nature du terrain (siliceux, limoneux, calcaire) et représentations relatives des deux associations de l'alliance : *Parmelietum caperato-revolutae* (R) et *Parmelietum caperato-perlatae* (P) selon nomenclature proposée par DELZENNE et GEHU 1978.

Les histogrammes de positionnements des 40 relevés étudiés (14 sur silice, 12 sur limons, 14 sur calcaire) vis-à-vis des deux associations (P) et (R) sont présentés sur la figure 5, séparément pour chaque nature de terrain. Les résultats confirment et surtout précisent la tendance initialement pressentie, soulignant clairement un classement successif des terrains siliceux, limoneux, calcaires parallèlement au « gradient sociologique allant du *Parmelietum caperato-revolutae* (R) au *Parmelietum caperato-perlatae* (P). Dans la mesure où, entre nature du terrain et autres paramètres susceptibles de jouer indépendamment sur le gradient (P) - (R), il ne nous a pas semblé exister de notable corrélation résultant de l'échantillonnage, il apparaît probable que c'est bien la nature du terrain qui est indirectement responsable des évolutions sociologiques observées au niveau de la végétation corticole. Une telle hypothèse a, du reste, déjà été émise par GILLET (1985). On peut penser à une certaine modulation de l'acidité des écorces par celle du terrain (via poussières minérales et/ou lessivage d'exsudats foliaires) ou encore à une certaine relation entre microclimat et nature du terrain : ambiance plus chaude, toute chose égale par ailleurs, sur terrains calcaires. Ceci est à rapprocher du caractère globalement plus ou moins thermophile du *Parmelietum caperato-revolutae* comparativement au *Parmelietum caperato-perlatae* (BARKMANN 1958, DELZENNE & GEHU 1978).

CONCLUSIONS

Le diagnostic phytosociologique usuel d'un relevé de végétation consiste à rechercher l'unité typologique (association) jugée la plus similaire floristiquement et partant, de formuler le rattachement le plus probable écologiquement. Le raisonnement impliqué dans ce rattachement qualitatif correspond en fait à un processus mental d'inférence statistique, susceptible d'être formalisé quantitativement au moyen de la statistique de Bayes.

On a montré que l'application de la statistique bayesienne aux données phytosociologiques permet effectivement d'établir - par calcul et non plus seulement de manière mentale - un diagnostic de rattachement quantifié, à la fois plus rigoureux dans son élaboration et plus précis dans son expression. Cette méthode ne nous apparaît pas destinée à se substituer au diagnostic mental habituel, mais plutôt à le prolonger lorsqu'une finesse accrue dans l'expression du diagnostic se révèle nécessaire en pratique.

BIBLIOGRAPHIE

BARKMANN, J.J., 1958.– *Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes*. Van Gorcum, Assen, 645 p.

BEGUINOT, J , 1985.– Essai d'analyse fréquentielle de la cohérence sociologique de combinaison d'espèces végétales. *Bull. Sci Bourgogne*, 38 : 45-59.

BEGUINOT, J., 1986 - Note complémentaire surl'analyse fréquentielle en phytosociologie : Analyse réciproque. *Bull. Sci Bourgogne*, 39 : 71-75.

BEGUINOT, J., DESBROSSES, A., NOTTEGHEM, P., 1987 - Contribution à l'étude locale des lichenocoenoses corticoles en ambiance rudérale au moyen de l'analyse fréquentielle. *Bull. Soc Hist Nat. d'Autun*, 123 : 15-26.

BEGUINOT, J., 1988 - Formulation probabiliste associée à l'indice d'affinité sociologique relative en analyse fréquentielle. *Bull. Sci. Bourgogne*, 41 : 1-5.

BEGUINOT, J., 1989 a - Une méthode d'exploitation probabiliste de la typologie phytosociologique. *Bull. Soc. Hist. Nat. Autun*, 130 : 21-32.

BEGUINOT, 1989 b - Sur un critère d'invariance conditionnant la représentativité des indices d'association binaires. *Naturalia monspeliensia*, 54 : 93-105.

BUGNON, F., 1985 - *Carte de la végétation de la France. Notice détaillée des deux feuilles bourguignonnes* ; Editions CNRS, paris, 121 p.

DAGET, Ph., GODRON, M., 1982 - *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les commnautés*. Masson, Paris, 163 p.

DE FOUCAULT, B., 1986 - *La Phytosociologie sigmatiste : une morpho-physique*. Univ. de Lille, 147 p.

DELPECH, R., 1984 - Une méthode de diagnostic utilisant la connaisance des affinités sociologiques des taxons. Application à des phytocenoses commensales de cultures Colloq. *Phytos XII* : 401-408

DELZENNE, Ch., GEHU, J. M., 1978 - Sur deux associations épiphytes du *Parmelion caperatae* des plaines et collines françaises. *Doc. Phytosociologiques*, 2 : 117-126.

DUPOUEY, J. L., 1985 - Intérêt de la notion d'ensemble flou en phytosociologie forestière. Application à la classification des relevés de végétation. *Coll. Phytos. XIV* : 43-53.

GILLET, F., 1985 - L'approche synusiale intégrée des phytocoenoses forestières. Application aux forêts du Jura. *Coll. Phytos, XIV* : 81-92.

GOUNOT, M., 1969 - *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson, Paris, 314 p.

GUINOCHET, M., 1973 - *Phytosociologie*. Masson, Paris, 227 p.

JEUNE, B., 1982 - Morphogenèse des feuilles et stipes de Castanea sativa. *Adansonia*, 4 : 85-101.

LAZAR, P., et SCHWARTZ, D., 1967 - *Eléments de probabilités et statistique*. Flammarion, Paris, 163 p.

OZENDA, P., 1985 - *La végétation de la chapine alpine dans l'espace montagnard européen* Masson, Paris, 344 p.

OZENDA, P., CLAUZADE, G., 1970 - *Les lichens*. Masson, Paris, 801 p

PELTIER, J.P., 1985 - Remarques sur la méthode phytosociologique sigmatiste appliquée au milieu forestier. *Coll. Phytos XIV*, : 93-97.

ROYER, J.M., 1973 - Essai de synthèse sur les groupements végétaux de pelouses, éboulis et rochers de Bourgogne et Champagne méridionale. *Ann. Sc. Univ. Besançon*, 13 : 157-316.

Bull. Ecol., t. 23 (3-4) 1992 : 151-162

OPTIMUM DE PRÉSENCE ET OPTIMUM DE DÉVELOPPEMENT D'ESPÈCES VÉGÉTALES, EN CONDITIONS NATURELLES

Exemples dans le Vivarais méridional (Ardèche, France)*

Jean-Paul MANDIN

Lycée Agricole Olivier de Serres, BP 150-07205, Aubenas Cedex

SUMMARY
(original scientific paper)

PLANT'S ECOLOGICAL OPTIMUM SHIFTING IN NATURAL CONDITIONS. EXAMPLES IN THE SOUTH OF THE VIVARAIS REGION (ARDECHE, FRANCE).
Using ecological profiles with threshold levels of vegetational cover, we can show that plants don't always have their best developping in the places where they grow more frequently. Some factors of the environment are tested, for about 50 species. Shiftings of optimum are frequent for lighting, and quite frequent for humidity and for testing soils using HCl.

KEY WORDS : Ecological profiles with threshold levels - Ecological optimum shifting - Vivarais region (France).

RÉSUMÉ
(travail original)

L'établissement de profils écologiques utilisant des seuils de recouvrement permet de montrer que, dans les conditions naturelles, les espèces végétales ne présentent pas toujours leur plus fort développement (mesuré par le recouvrement) dans les milieux où on les rencontre le plus fréquemment. Plusieurs descripteurs du milieu sont testés, pour une cinquantaine d'espèces. Les déplacements d'optimum sont fréquents pour le facteur lumière, assez fréquents pour l'humidité apparente de la station et l'effervescence de la roche mère à l'acide chlorhydrique.

MOTS CLÉS : Profils écologiques à seuils- Déplacement d'optimum écologique - Vivarais (France).

INTRODUCTION

L'étude des conditions du milieu qui permettent la survie des espèces constituant la biocénose est souvent conduite au moyen d'une série de méthodes de nature fréquentielle (DAGET & GODRON, 1982).

« L'analyse écologique » du comportement des espèces végétales s'appuie sur des « relevés écologiques » effectués sur le terrain, puis sur l'établissement de « profils écologiques » (id.).

Un profil écologique est une suite de fréquences (absolues, relatives, corrigées, indicées ou pondérées) ordonnées selon les magnitudes successives du descripteur envisagé.

Les profils corrigés sont les plus utilisés car ils permettent de tenir compte, à la fois, de l'échantillonnage de chaque classe du descripteur et aussi de la fréquence propre de l'espèce dans l'ensemble des relevés. Une étude régionale concernant l'écologie de la flore vasculaire a été menée dans le Vivarais méridional (FIG. 1) selon ces méthodes (MANDIN, 1990).

Mais l'exploitation des relevés phyto-écologiques tire parti, en premier lieu, de la flore observée dans chacun d'eux, c'est-à-dire de la liste des espèces qui vivent dans la station où a été fait le relevé. La seule présence-absence d'une espèce est utilisée pour établir les profils écologiques corrigés. On donne alors la même importance à une seule plantule de Chêne pubescent trouvée dans une garrigue et aux Chênes pubescents recouvrant toute la surface du sol dans une formation ligneuse haute dense.

Alors que l'importance quantitative des espèces est régulièrement utilisée dans l'étude des formations végétales et dans celles portant sur la dynamique de la végétation, elle ne l'est qu'exceptionnellement dans les études écologiques

*Manuscrit reçu le 10 avril 1992 ; version révisée acceptée pour publication le 29 septembre 1992.

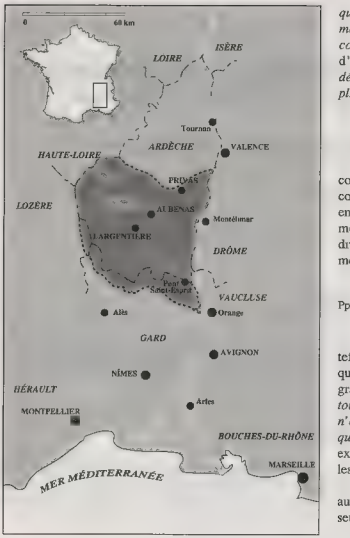


FIG 1.– Situation géographique de la dition.
Geographical situation of the studied region.

et phytosociologiques. GUINOCHET (1973) semble résumer une opinion largement répandue : « La seule présence d'une espèce dans un groupement indique sa possibilité de s'y implanter et d'y survivre, et est, par conséquent, plus significative que l'abondance-dominance qu'elle y réalise, car celle-là peut n'être que le résultat de circonstances contingentes.

Nous nous proposons de vérifier si la prise en compte de l'importance quantitative d'une espèce dans un relevé apporte plus d'information que sa seule présence. L'importance quantitative de l'espèce sera exprimée ici par son recouvrement, valeur systématiquement notée lors de rétablissement des relevés phyto-écologiques.

La question posée est alors la suivante : « *pour une espèce, les profils écologiques restent-ils identiques quand on la considère avec plusieurs seuils de recouvrement* ? » C'est-à-dire : « *l'optimum fréquentiel de l'espèce correspond-il à son optimum de recouvrement* ? ». Et d'une façon plus simple : « *les milieux où l'espèce se développe le plus, sont-ils aussi ceux où on la trouve le plus fréquemment* ? ».

MÉTHODES

Les profils « pondérés » (Pp) permettent de tenir compte du recouvrement (ou de l'abondance, ou de l'encombrement) de chaque espèce. Ces profils sont obtenus en pondérant les profils corrigés (Pc) par le recouvrement moyen d'une espèce dans chaque classe du descripteur, divisé par son recouvrement moyen dans l'ensemble de ce même descripteur (GODRON, 1965).

Pour l'espèce A et le descripteur D :

$$Pp(A) = \frac{Pc(A) \times \text{Recouvrement moyen de A dans chaque classe de D}}{\text{Recouvrement moyen de l'espèce A}}$$

Cette façon de faire, simple à mettre en œuvre, a toutefois l'inconvénient de travailler sur des moyennes, ce qui masque certains faits, comme nous le verrons au paragraphe : profils à seuils. C'est pourquoi « *dans presque tous les cas où des profils pondérés ont été employés, ils n'ont pas apporté des résultats nettement plus intéressants que les profils corrigés* » (DAGET, & GODRON, 1982). Nous expliquerons pourquoi au paragraphe : comparaison avec les fréquences pondérées.

Afin d'éviter cet inconvénient, nous avons choisi une autre méthode : réaliser les profils corrigés pour chaque seuil de recouvrement.

Dans les relevés de végétation, on trie les espèces avec plusieurs seuils de recouvrement, selon les classes du « *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu* » (GODRON, *et al.*, 1968). On obtient 9 fichiers d'espèces : le fichier de base, sans seuil (présence de l'espèce), noté seuil 0, et 8 fichiers : toutes les espèces ayant un recouvrement supérieur à 4 %, puis à 9 %, à 16 %, à 25 %, à 36 %, à 49 %, à 64 % et à 81 % (notés seuils 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 et 9).

On réalise ensuite les profils des fréquences corrigées pour les espèces de chacun de ces fichiers. On obtient ainsi des « profils écologiques à seuils de recouvrement », qui seront appelés plus simplement « profils à seuil ».

Seules 50 espèces donnant des recouvrements importants sont analysées, pour sept descripteurs : recouvrement des ligneux hauts, humidité apparente de la station, altitude, réaction à HCl de la roche mère, pH du deuxième horizon, nature de la roche mère, faciès de végétation. Il faut noter que ces espèces à fort recouvrement ne sont pas toujours les meilleures espèces indicatrices pour les descripteurs considérés.

Enfin, un diagramme à trois dimensions permet, pour chaque espèce, de comparer l'évolution des profils pour chacun des seuils de recouvrement, en particulier leur optimum et leur amplitude.

Au fur et à mesure qu'on augmente le seuil, la fréquence de l'espèce diminue, mais les profils corrigés utilisés étant indépendants de la fréquence absolue de l'espèce (GODRON, 1965), ils sont parfaitement adaptés à ces comparaisons.

PROFILS À SEUILS : ÉTUDE DE CAS THÉORIQUES

On peut envisager plusieurs types de profils d'une espèce à chacun des seuils de recouvrement, selon la position des relevés où elle présente de forts recouvrements dans les classes du descripteur.

Soit une espèce trouvée « N » fois, dont « n » fois au seuil « S » de recouvrement. Le rapport n/N exprime la diminution de la fréquence de l'espèce, en passant du seuil 0 (présence quel que soit le recouvrement), au seuil S. Si l'on considère une classe « C » du descripteur, la diminution de la fréquence de l'espèce, dans cette classe, peut être égale, inférieure ou supérieure à la diminution générale, mesurée par n/N. Ce qui peut s'exprimer de la façon suivante :

- il y a la même proportion de relevés où l'espèce a un recouvrement supérieur au seuil S dans la classe C, que dans le profil des présences ;
- il y a une proportion inférieure de relevés où l'espèce a un recouvrement supérieur au seuil S dans la classe C, que dans le profil des présences ;
- il y a une proportion supérieure de relevés où l'espèce a un recouvrement supérieur au seuil S dans la classe C, que dans le profil des présences.

Trois cas vont être comparés, pour comprendre l'évolution des profils.

• La proportion des relevés où l'espèce a de forts recouvrements reste constante, dans chaque classe, en passant d'un seuil à l'autre : les relevés où l'espèce présente de forts recouvrements ne sont pas proportionnellement plus représentés, pour une classe, d'un seuil à l'autre ; on dira qu'il y a **équivalence** entre les profils.

• La proportion des relevés où l'espèce a de forts recouvrements varie, dans chaque classe, en passant d'un seuil à l'autre ; c'est-à-dire que les relevés où l'espèce présente de forts recouvrements sont, proportionnellement, sous-représentés dans certaines classes du descripteur et sur-représentés dans d'autres, en changeant de seuil. On peut alors envisager deux possibilités :

- Les relevés où l'espèce présente les plus grandes proportions de forts recouvrements, se trouvent dans la classe où elle a aussi sa plus grande fréquence : l'espèce présente ses plus forts recouvrements dans les milieux où on la trouve le plus souvent ; on dira qu'il y a **convergence** des profils.

- Les relevés où l'espèce présente les plus grandes proportions de forts recouvrements, se trouvent, préférentiellement, dans une classe différente de celle où elle a sa plus grande fréquence : l'espèce présente ses plus forts recouvrements dans des milieux différents de ceux où on la trouve le plus souvent ; on dira qu'il y a **divergence** des profils.

On peut tester les conséquences de ces trois cas sur une espèce et un profil simplifié théoriques.

Soit un descripteur D divisé en 7 classes, avec 100 relevés par classe et une espèce E trouvée 200 fois, donnant le profil suivant :

Classes	1	2	3	4	5	6	7	Total
Nombre de relevés	100	100	100	100	100	100	100	700
Fréquence absolue	0	10	30	50	70	30	10	200
Fréquence corrigée	0	35	105	175	245	105	35	

Par similitude avec les cas réels étudiés, nous considérerons que cette espèce théorique, trouvée 200 fois au seuil 0, n'a été rencontrée que 140 fois au seuil de 4 %, 100 fois au seuil de 9 %, 70 fois au seuil de 16 %, 50 fois au seuil de 25 % et 25 fois au seuil de 36 %.

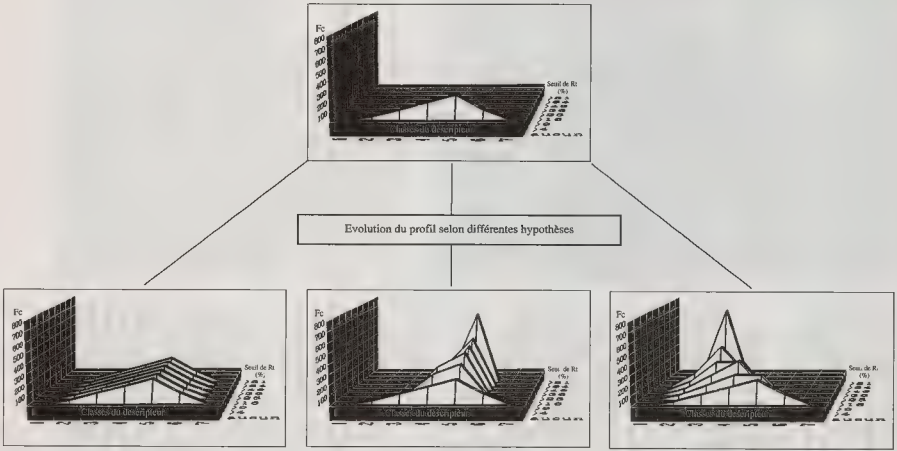
Premier cas : équivalence entre le profil de présence et les profils à seuils

A chaque seuil de recouvrement, la diminution du nombre de relevés, dans chaque classe, sera proportionnelle à la diminution globale. Les fréquences corrigées restent constantes d'un seuil à l'autre.

En effet, pour obtenir le nouveau nombre d'espèces, dans chaque classe, on multiplie l'ancien par le rapport : fréquence totale de l'espèce/nombre de relevés, ici 700/140 pour le passage du seuil 0 au seuil de 4 % . Et pour obtenir la fréquence corrigée on multiplie la fréquence relative par le rapport : nombre de relevés/fréquence totale de l'espèce, ici 140/700. Ce qui redonne le nombre initial (FIG. 2).

Dans le cas de cette première hypothèse, les profils restent semblables à eux-mêmes, quel que soit le seuil de recouvrement choisi.

Toutefois, ceci n'est valable que tant qu'il y a suffisamment de relevés pour réaliser les profils. Aux seuils les plus élevés, il ne reste souvent qu'un ou deux relevés et le profil obtenu n'a plus de signification (voir : domaine d'application de la méthode).



Cas 1 : *Equivalence* entre le profil de présence et les profils à seuils de recouvrement.

Cas 2 : *Convergence* entre le profil de présence et les profils à seuils de recouvrement.

Cas 3 : *Divergence* entre le profil de présence et les profils à seuils de recouvrement.

FIG. 2.– Evolution théorique de l'optumum écologique d'une espèce en fonction des seuils de recouvrement.
Theorical evolution of the ecological optimum of the species, considering threshold levels of vegetational cover.

FIG. 2.1.– Equivalence entre le profil de présence et les profils à seuil de recouvrement
Equivalence between presence profile and threshold level profiles.
FIG. 2.2.– Convergence entre le profil de présence et les profils à seuil de recouvrement.
Convergence between presence profile and threshold level profiles.
FIG. 2.3.– Divergence entre le profil de présence et les profils à seuil de recouvrement.
Divergence between presence profile and threshold level profiles.

Deuxième cas : convergence entre le profil de présence et les profils à seuils

Les stations où l'espèce est la plus abondante sont aussi celles où elle est le plus fréquente. A chaque seuil de recouvrement, la diminution du nombre de relevés se fera essentiellement sur les deux marges de la distribution. Les profils évoluent de la façon suivante (en notant Fa : fréquence absolue, Fc : fréquence corrigée) :

Classes		1	2	3	4	5	6	7	Total
Seuil 2	Fa	0	0	10	50	70	10	0	140
Seuil 2	Fc	0	0	50	250	**350**	50	0	
Seuil 3	Fa	0	0	0	40	60	0	0	100
Seuil 3	Fc	0	0	0	280	**420**	0	0	
Seuil 4	Fa	0	0	0	25	45	0	0	70
Seuil 4	Fc	0	0	0	250	**450**	0	0	
Seuil 5	Fa	0	0	0	15	35	0	0	50
Seuil 5	Fc	0	0	0	210	**490**	0	0	
Seuil 6	Fa	0	0	0	0	25	0	0	25
Seuil 6	Fc	0	0	0	0	**700**	0	0	

L'amplitude de la distribution diminue et la valeur de la fréquence corrigée de l'optimum augmente (FIG. 2).

Troisième cas : divergence entre le profil de présence et les profils à seuils

La classe où l'espèce est la plus fréquente est différente de celle où elle a les plus forts recouvrements. A chaque seuil de recouvrement, la diminution du nombre de relevés se fera sur une marge de la distribution, ici nous choisissons la marge droite. Les profils évoluent de la façon suivante :

Classes		1	2	3	4	5	6	7	Total
Seuil 2	Fa	0	10	30	50	50	0	0	140
Seuil 2	Fc	0	50	150	**250**	**250**	0	0	
Seuil 3	Fa	0	10	30	50	10	0	0	100
Seuil 3	Fc	0	70	210	**350**	70	0	0	
Seuil 4	Fa	0	10	30	30	0	0	0	70
Seuil 4	Fc	0	100	**300**	**300**	0	0	0	
Seuil 5	Fa	0	10	30	10	0	0	0	50
Seuil 5	Fc	0	140	**420**	140	0	0	0	
Seuil 6	Fa	0	0	25	0	0	0	0	25
Seuil 6	Fc	0	0	**750**	0	0	0	0	

L'amplitude diminue d'un côté, l'optimum se déplace vers le côté opposé et la valeur de sa fréquence corrigée augmente (FIG. 2).

Comparaison avec les fréquences pondérées

Avec les chiffres des 3 cas précédents, nous avons calculé les profils pondérés, pour comparer l'efficacité des deux méthodes :

Classes	1	2	3	4	5	6	7
Cas 1	0	12	110	306	**604**	109	12
Cas 2	0	4	50	377	**894**	50	4
Cas 3	0	21	220	398	381	38	4

On voit nettement que ces profils ne mettent pas en évidence la diminution de l'amplitude au forts recouvrements et que, pour le cas 3, le déplacement de l'optimum est à peine marqué. En effet, les moyennes donnent la même valeur à des relevés nombreux de l'espèce peu développée et à des relevés peu nombreux de l'espèce très développée. C'est ce qui explique que l'utilisation des profils pondérés ne donne pas de meilleurs résultats que les profils corrigés.

DOMAINE D'APPLICATION DE LA MÉTHODE

La diminution de la fréquence de l'espèce du seuil 0 au seuil 8 est variable, mais souvent dans notre échantillonnage, elle se fait selon une proportion de l'ordre de 20 à 1, parfois nettement plus.

Pour les espèces qui sont distribuées selon l'hypothèse d'équivalence, la fréquence absolue au seuil 0 doit être égale au nombre de classes occupées au seuil 8, multipliée par 20. Si l'espèce occupe 5 classes au seuil 8, il faut que sa fréquence absolue soit de 5 x 20 = 100.

Pour les espèces qui sont distribuées selon les hypothèses de convergence et de divergence et qui n'occupent, en général, qu'une classe au seuil supérieur, il faut que leur fréquence absolue soit de 20 si elles atteignent le seuil 8.

Pour atteindre de telles fréquences chez un nombre appréciable d'espèces, le nombre de relevés total doit être important. Pour notre part, sur les 1286 espèces trouvées, 291 sont présentes plus de 20 fois, dans les 935 relevés effectués, et 38 espèces plus de 100 fois.

Jusqu'à quel seuil établir les profils ? La fréquence de l'espèce aux seuils supérieurs est très faible et le profil n'a plus de signification statistique. Dans la pratique, le calcul de l'information mutuelle espèce/facteur (GUILLERM, 1976) permet de savoir jusqu'à quel seuil on peut réaliser

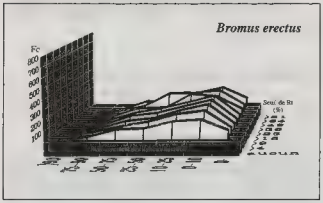


FIG. 3.– Recouvrement des ligneux hauts : équivalence entre les profils de présence et les profils à seuils.
Vegetational cover of trees : equivalence between, presence profile and threshold level profiles

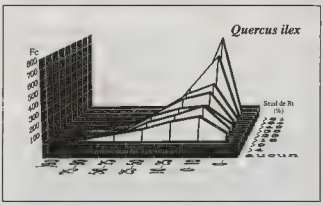


FIG. 4.– Recouvrement des ligneux hauts : convergence entre les profils de présence et les profils à seuils.
Vegetational cova of trees : convergence between presence profile and threshold level profiles

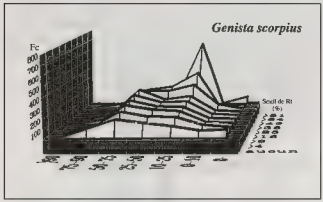


FIG. 5.– Recouvrement des ligneux hauts : divergence entre les profils de présence et les profils à seuils : déplacement vers les milieux ouverts.
Vegetational cover of trees : divergence between presence profile and threshold level profiles : shifting to open environments

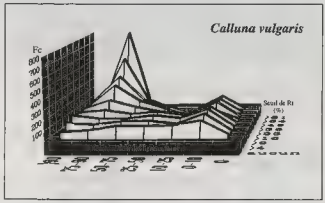


FIG. 6.– Recouvrement des ligneux hauts : divergence entre les profils de présence et les profils à seuils : déplacement vers les milieux fermés.
Vegetational cover of trees : divergence between presence profile and threshold level profiles : shifting to closed environments

les profils : nous avons éliminé ceux pour lesquels l'information mutuelle était inférieure à 0,01.

A l'aide des résultats de l'exemple théorique du paragraphe 2 (profils à seuils), il est possible d'interpréter les profils à seuils de quelques espèces pour quelques descripteurs, sachant les conséquences des trois cas envisagés :

- **l'amplitude et l'optimum du profil** ne varient pas d'un seuil à l'autre, quand les relevés où l'espèce a de forts recouvrements sont distribués régulièrement dans le profil : les profils à seuils sont **équivalents** au profil de présence ;

- **l'amplitude du profil diminue et son optimum reste dans la même classe**, tout en augmentant sa fréquence d'un seuil à l'autre, quand les relevés où l'espèce a de forts recouvrements sont préférentiellement dans la classe de l'optimum du profil de présence : les profils à seuils sont **convergents** par rapport au profil de présence ;

- **l'amplitude du profil diminue et son optimum se déplace**, d'un seuil à l'autre, quand les relevés où l'espèce a de forts recouvrements sont préférentiellement dans une classe différente de celle de l'optimum du profil de présence : les profils à seuils sont **divergents** par rapport au profil de présence.

RÉSULTATS

Nous illustrerons essentiellement trois descripteurs : recouvrement des ligneux hauts, humidité apparente de la station et altitude. Les résultats obtenus confirment souvent les connaissances acquises sur le comportement des espèces.

Recouvrement des ligneux hauts

Le recouvrement des ligneux hauts est un bon paramètre pour estimer la quantité de lumière qui arrive aux strates sous-jacentes. Pour les espèces de la strate herbacée, il vaut mieux combiner le recouvrement des deux strates ligneuses, haute et basse. Mais, pour la démonstration qui nous intéresse ici, le recouvrement de la strate ligneuse haute suffira. Nous ne testerons pas les arbres qui font partie de cette strate et dont le comportement peut être différent selon les stades phénologiques ; ce qui conduit souvent les phytoécologues à traiter séparément une même espèce ligneuse selon la strate où elle se trouve.

Les classes de recouvrement utilisées sont celles préconisées par le « *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu* » (GODRON, *et al.*, 1968) :

Strate fermée : recouvrement global supérieur à 90 %
Strate peu ouverte : recouvrement global compris entre 75 % et 90 %
Strate semi-ouverte : recouvrement global compris entre 50 % et 75 %
Strate ouverte : recouvrement global compris entre 25 % et 50 %
Strate très ouverte : recouvrement global compris entre 10 % et 25 %
Strate extrêmement ouverte : recouvrement global compris entre 0 % et 10 %
Strate totalement ouverte : recouvrement global nul.

Équivalence des profils.– peu d'espèces sont dans ce cas. Seul *Bromus erectus* (FIG. 3), présente un profil bien caractéristique. Pour *Erica arborea*, qui n'a été trouvée que 29 fois, le profil est moins net.

Convergence des profils.– *Aphyllanthes monspeliensis, Brachypodium retusum, Cytisus purgans, Genista scorpius* (FIG. 4), suivent à des degrés divers ce type de distribution.

Divergence entre les profils.– De nombreuses espèces se rangent dans ce type de distribution. Deux possibilités se présentent.

L'optimum de recouvrement se déplace vers les **milieux lumineux** : *Calluna vulgaris* (FIG. 5), *Cistus albidus, Cytisus scoparius, Deschampsia flexuosa, Erica cinerea. Juniperus oxycedrus, Rubus idaeus, Ruscus aculeatus, Thymus vulgaris, Vaccinium myrtillus*. Toutes ces espèces, plus ou moins héliophiles tolérantes, sont capables de coloniser des milieux assez sombres, mais elles ne trouvent leur plein développement que dans des milieux plus éclairés.

L'optimum de développement se déplace un peu vers les **milieux sombres** pour *Hedera helix*, beaucoup pour *Buxus sempervirens* (FIG. 6), quoiqu'il reste un deuxième maximum dans les milieux très ouverts.

Hedera helix trouve de la place libre dans les forêts denses où il est le seul à pouvoir occuper le sol dans des conditions de faible éclairement.

Buxus sempervirens se rencontre dans des formations ligneuses basses (garrigues) et en sous-bois des forêts de *Quercus pubescens*. Dans les garrigues, il ne donne jamais de très forts recouvrements. Par contre, il peut occuper la strate ligneuse basse des forêts de *Quercus pubescens* où il a peu de concurrents.

Humidité apparente

L'humidité apparente d'une station est définie en tenant compte, à la fois, des caractères de la surface du sol, du profil édaphique, du drainage, du microclimat et du climat général de la région étudiée.

On s'efforce d'apprécier le bilan global de l'eau pour l'ensemble de la station. Ce bilan est alors situé dans une série de 8 classes, partant des milieux les plus secs (ici, les falaises de la zone méditerranéenne) et aboutissant aux milieux aquatiques (GODRON, *et al.*, 1968).

Les trois cas de répartition sont illustrés par des exemples.

Équivalence entre les profils : *Aphyllanthes monspeliensis, Buxus sempervirens, Brachypodium retusum, Lavandula latifolia, Pinus pinaster, Quercus ilex* (FIG. 7), *Quercus petraea, Thymus vulgaris et Vaccinium myrtillus*. Toutefois, l'équivalence n'est jamais totale, et il y a très souvent une légère diminution de l'amplitude du profil. D'autre part, *Quercus ilex* présente un deuxième optimum, vers les milieux assez humides, dont la fréquence tend à

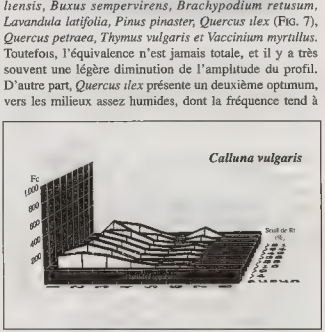


FIG. 7 – Humidité apparente de la station : équivalence entre les profils de présence et les profils à seuils.
Apparent humidity of the environment : equivalence between presence profile and threshold level profiles

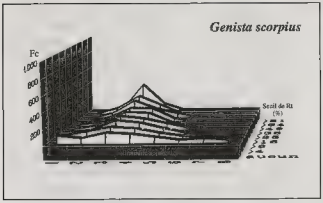


FIG. 8.– Humidité apparente de la station : convergence entre les profils de présence a les profils à seuils
Apparent humidity of the environment : convergence between presence profile and threshold level profiles

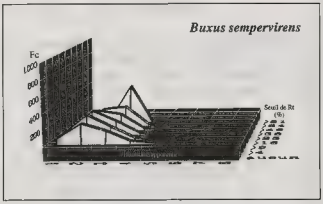


FIG. 9.– Divergence entre les profils de présence et les profils à seuils : déplacement vers les milieux plus humides
Divergence between presence profile and threshold level profiles : shifting towards more humid environments.

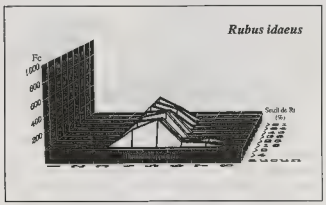


FIG. 10.– Divergence entre les profils de présence et les profils à seuils : déplacement vers les milieux plus secs.
Divergence between presence profile and threshold level profiles : shifting towards drier environments.

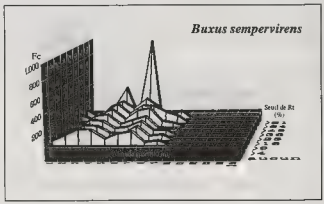


FIG. 11.– Altitude : équivalence entre les profils de présence et les profils à seuils.
Altitude : equivalence between presence profile and threshold level profiles.

augmenter aux seuils supérieurs. Comme tous les arbres forestiers, le Chêne vert se développe bien sur les sols profonds, riches, bien alimentés en eau, mais ces milieux sont rares, car en général utilisés pour l'agriculture.

Convergence entre les profils : *Calluna vulgaris* (FIG. 8), *Castanea sativa, Deschampsia flexuosa, Cistus salvifolius, Genista pilosa, Hedera helix, Picea abies, Pinus sylvestris, Populus nigra, Robinia pseudacacia, Ruscus aculeatus*.

Divergence entre les profils : le déplacement peut se faire vers les milieux secs ou humides.

Déplacement vers les **milieux humides** :

Genista scorpius (FIG. 9) : cette tendance correspond à un développement maximal sur les terrains marneux et dans les vallons argileux qui sont plus humides que les calcaires durs.

Déplacement vas les **milieux secs** :

Rubus idaeus (FIG. 10) : le décalage correspond à l'optimum en lisière de forêt, milieu plus sec que la forêt elle-même.

Altitude

Pour ce descripteur aussi, nous n'avons pas trouvé, dans la dition et pour les espèces étudiées, d'exemple de divergence nette entre les profils. Seuls les deux cas d'équivalence et de convergence des profils sont illustrés par des cas réels.

Equivalence entre les profils : *Abies alba, Bromus erectus, Buxus sempervirens* (FIG. 11), *Calluna vulgaris, Erica scoparia, Fagus sylvatica, Juniperus oxycedrus, Thymus vulgaris, Viola palustris*.

Convergence entre les profils : *Aphyllanthes monspeliensis* (FIG. 12), *Castanea sativa, Cistus salvifolius, Cytisus purgans, Deschampsia flexuosa, Erica scoparia, Juniperus communis, Lavandula latifolia, Quercus petraea, Robinia pseudacacia, Rubia peregrina, Rubus idaeus, Cytisus scoparius.*

Un nombre assez important d'espèces présentent un comportement intermédiaire entre les deux cas précédents : *Brachypodium retusum, Hedera helix, Lotus uliginosus, Nardus stricta, Picea abies, Pinus pinaster, Pinus sylvestris, Populus alba, Populus nigra, Potentilla erecta, Pteridium aquilinum, Quercus ilex, Quercus pubescens, Vaccinium myrtillus.* Ceci est du au fait que le descripteur est découpé en 14 classes. Dès que la fréquence de l'espèce dimunue au seuils élevés, le hasard de l'échantillonnage produit de nombreuses classes vides qui gênent l'interprétation.

Le cas de *Sorbus aria* (FIG. 13) est intéressant. Cette espèce est souvent indiquée comme ayant une répartition altitudinale bimodale (BECKER, *et al.*, 1978 ; BUGNON, *et al.*, 1981). Cela ne se voit pas sur le profil des fréquences corrigées. Par contre, il apparaît nettement que pour des recouvrements un peu importants (dès 4 %), il y a deux optimums : vers 400 à 500 m et vers 1000 à 1200 m. Ils correspondent, d'une part, aux chênaies pubescentes de l'étage supra-méditerranéen et, d'autre part, au différents faciès de la série du Hêtre de l'étage montagnard.

Autres descripteurs

Réaction à HCl de la roche mère.– De nombreuses espèces ne sont présentes que dans la classe 1 (où la roche mère ne fait pas effervescence à HCl), sont parce qu'elles sont calcifuges strictes, soit parce qu'elles sont montagnardes (et dans la dition, il n'y a pas de calcaires en altitude). Les tests ne peuvent donc être faits que sur un nombre réduit d'espèces. Des exemples illustrent les trois cas.

Équivalence entre les profils : *Aphyllanthes monspeliensis, Brachypodium retusum, Bromus erectus, Quercus pubescens, Robinia pseudacacia, Ruscus aculeatus, Sorbus aria, Dactylis glomerata.*

Convergence entre les profils : *Arbutus unedo, Calluna vulgaris, Castanea sativa, Cistus albidus, Coronilla emerus, Crataegus monogyna, Genista pilosa, Genista scorpius, Juniperus oxycedrus, Lavandula latifolia, Pinus pinaster, Pinus sylvestris, Populus nigra, Pteridium aquilinum, Quercus ilex, Thymus vulgaris.*

Divergence entre les profils : *Cistus salvifolius, Erica scoparia, Juniperus communis.*

Le plus grand nombre d'espèces illustre l'hypothèse de convergence. En particulier toutes les espèces calcifuges tolérantes se comportent de cette façon : *Calluna vulgaris, Castanea sativa, Pinus pinaster, Pteridium aquilinum.* Mais *Erica scoparia* qui présente une fréquence maximale sur des terrains faisant effervescence à HCl, n'atteint de forts recouvrements que sur les sols formés sur roches mères sans calcaire. L'optimum de recouvrement de *Cistus salvifolius* se déplace vers des effervescences plus marquées correspondant à des sables de rivière. Cette espèce semble plus psammophile que calcifuge. Quant à *Juniperus communis*, il ne présente de forts recouvrements que dans des stations dont la roche mère fait faiblement effervescence à HCl, alors qu'on peut le trouver partout. Il semble éviter la concurrence avec *Juniperus oxycedrus* plutôt cantonné sur les roches calcaires du Bas-Vivarais

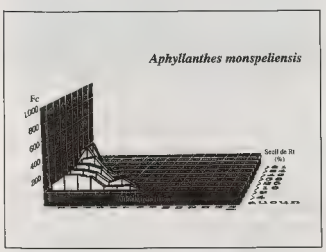


FIG. 12.– Altitude : convergence entre les profils de présence et les profils à seuils.
Altitude : convergence between presence profile and threshold level profiles.

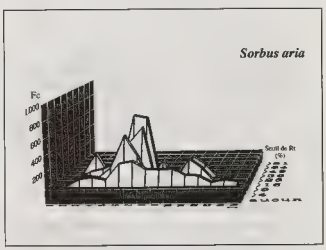


FIG. 13.– Altitude : répartition approximativement bimodale.
Altitude : roughly bimodal distribution.

pH du deuxième horizon.– Seuls les deux cas d'équivalence et de convergence des profils sont illustrés par des cas concrets. Parmi les espèces analysées, nous n'avons pas trouvé d'exemple net de changement d'optimum.

Équivalence entre les profils : *Cytisus purgans, Deschampsia flexuosa, Genista pilosa, Lotus uliginosus, Nardus stricta, Pinus pinaster, Potentilla erecta, Quercus ilex, Quercus pubescens.*

Convergence entre les profils : l'élimination des présences aux faibles seuils peut se faire des milieux basiques ou des milieux acides.

Élimination des milieux acides : *Brachypodium retusum, Bromus erectus, Hedera helix, Juniperus oxycedrus, Robinia pseudacacia, Rubia peregrina, Ruscus aculeatus, Thymus vulgaris.*

Élimination des milieux basiques : *Castanea sativa, Erica cinerea, Erica scoparia, Pinus sylvestris, Cynsus scoparius, Teucrum scorodonia, Viola palustris.*

Quelques espèces ont un comportement intermédiaire entre l'indépendance et la concordance : *Buxus sempervirens, Calluna vulgaris, Cistus salvifolius, Juniperus communis, Pteridium aquilinum.*

Nature de la roche mère.– Nous avons échantillonné 39 natures de roches mères. Certaines espèces se rencontrent sur un grand nombre d'entre-elles :

Quercus ilex	: 29
Quercus pubescens	: 29
Bromus erectus	: 25

D'autres sur un petit nombre :

Lotus uliginosus	: 3
Viola palustris	: 4
Nardus stricta	: 6

En refaisant ce dénombrement à chaque seuil de recouvrement, on s'aperçoit qu'il y a toujours diminution du nombre de classes occupées (sauf pour *Lotus uliginosus*), en passant du seuil 0 au seuil 2 (4 % de recouvrement). Il n'y a donc pas de cas d'équivalence entre les profils, au sens strict. Cette diminution peut être forte : *Arbutus unedo, Coronilla emerus, Crataegus monogyna, Teucrium scorodonia.* Ces espèces sont présentes sur de nombreuses roches mères, mais elles n'arrivent à se développer abondamment que sur peu d'entre elles.

La diminution peut aussi être très faible : *Abies alba, Buxus sempervirens, Calluna vulgaris, Lotus uliginosus, Pinus sylvestris, Quercus petraea, Vaccinium myrtillus.* Ces espèces se développent notablement sur la plupart des roches mères sur lesquelles on les trouve.

Pour ce descripteur, les espèces se comportent selon le cas de concordance, et à un degré moindre, d'équivalence, car il y a toujours une certaine diminution de l'amplitude écologique en passant du seuil 0 au seuil 2, comme nous venons de le voir. Nous n'avons pas trouvé de cas de divergence, dans les exemples que nous avons analysés.

Faciès de végétation.– Les faciès de végétation constituent un descripteur qui synthétise en grande partie les influences climatiques, dynamiques, anthropiques et souvent édaphiques que subissent les espèces d'une station. Son étude présente donc un grand intérêt.

Nous avons dénombré 87 faciès de végétation. Il est impossible de les représenter sur un graphique.

C'est pourquoi, pour chaque espèce testée, nous avons dénombré les faciès dans lesquels elle se trouvait présente (sur les 87 possibles).

Certaines se rencontrent dans de très nombreux faciès :

Quercus pubescens	: 48
Quercus ilex	: 44
Bromus erectus	: 42

D'autres sont très spécialisées et n'occupent qu'un nombre limité de faciès :

Viola palustris	: 2
Populus alba	: 5
Nardus stricta	: 9

Ces mêmes dénombrements ont été faits pour chaque seuil de recouvrement.

On remarque qu'il y a toujours diminution du nombre des faciès occupés quand on passe de la présence (seuil 0), aux seuils suivants, même pour les espèces les plus spécialisées. Et cette diminution continue, d'une façon plus ou moins régulière d'un seuil à l'autre : toute espèce ne donne de forts recouvrements que dans un petit nombre de faciès. Cette constatation recouvre une évidence. Par définition, un faciès de végétation est déterminé par le fort recouvrement d'une espèce, il en résulte que toute espèce ne donne de forts recouvrements que dans un petit nombre de faciès.

Mais la présence ponctuelle d'une espèce dans un faciès où elle n'aura jamais un fort recouvrement, peut s'analyser de différentes façons, selon les cas.

1- L'espèce n'est là que par le hasard de la dissémination des diaspores. Les facteurs du milieu, tant abiotiques que biotiques, l'empêchent de se développer ou même vont l'éliminer.

2- L'espèce est présente avec un faible recouvrement car elle est dans un stade dynamique qui ne lui convient pas ; soit elle est le témoin d'un stade antérieur et son développement a fortement régressé, par suite de la concurrence d'autres espèces ; soit elle est le précurseur d'un stade ultérieur et elle va se développer, mais le faciès aura alors changé.

De plus, les **optimums aux seuils supérieurs sont toujours, aussi, des optimums au seuil 0.**

Toutes les espèces présentent à la fois, pour le descripteur faciès de végétation, une diminution de leur amplitude écologique et une persistance de leur optimum, en passant aux seuils de recouvrement supérieurs. Elles sont dans le cas de convergence des profils.

CONCLUSION

L'ensemble des profils des fréquences corrigées à seuils de recouvrement, montre que les espèces se comportent selon trois cas distincts : équivalence, convergence ou divergence entre le profil de présence et les profils à seuils de recouvrement.

Selon les descripteurs, le nombre d'espèces dont le développement suit ces trois modèles est différent. Il est indiqué dans le tableau suivant (pour 29 à 50 espèces testées, selon le descripteur) :

	Équivalence	Convergence	Divergence	Nombre d'espèces
Recouvrement des LH	7 (24%)	5 (17%)	17 (59%)	29
Humidité apparente	13 (32%)	20 (50%)	7 (18%)	40
Effervescence de la RM	26 (54%)	17 (35%)	5 (10%)	48
pH de l'horizon 2	17 (44%)	22 (56%)	0 (0%)	39
Altitude	11(24%)	35 (76%)	0 (0%)	46
Nature de la RM	7 (15%)	41(85%)	0 (0%)	48
Faciès de végétation	0 (0%)	50 (100%)	0 (0%)	50

Les modèles d'équivalence et surtout de convergence décrivent, dans la majorité des cas, le comportement des espèces.

Cette observation conforte l'intérêt de la réalisation des profils écologiques des espèces, en ne tenant compte que de leur présence. **Pour la plupart des descripteurs, il n'y a aucun avantage à tenir compte du recouvrement des espèces.** Les profils restent identiques quel que soit le seuil de recouvrement choisi, dans le cas de l'équivalence des profils ; dans le cas de la convergence, les classes du descripteur où l'espèce est la plus fréquente sont aussi celles où elle présente les plus forts recouvrements.

Toutefois, dans notre étude, certaines espèces présentent des divergences de profils, selon les seuils de recouvrement, pour les trois descripteurs suivants : recouvrement des ligneux hauts, humidité apparente de la station et réaction à HCl de la roche mère. Les milieux où ces espèces ont acquis le plus grand développement spatial, mesurée par leur recouvrement, ne sont pas ceux où elles sont les plus fréquentes. Dans ce cas précis, les profils à seuils apportent une information complémentaire à celle des profils de présence.

Les causes de ces déplacements d'optimum doivent être recherchées au cas par cas. Le Lierre (*Hederax helix*) peut se contenter d'éclairements faibles, il se développe abondamment dans les milieux suffisamment sombres où la plupart des autres espèces ne peuvent survivre, car elles n'y rencontrent pas de concurrence.

La Callune (*Calluna vulgaris*) forme des landes fermées en pleine lumière, mais son recouvrement régresse quand elle est mise à l'ombre, par une forêt en cours d'établissement.

La Bruyère à balai (*Erica scoparia*), très fréquemment rencontrée sur des roches mères faisant faiblement effervescence à l'acide chlorhydrique, ne développe de forts recouvrements que sur les roches ne faisant jamais effervescence, où elle semble plus compétitive.

Par contre, c'est à un facteur strictement physiologique d'alimentation en eau, que semblent liés les forts recouvrements du Genêt scorpion (*Genista scorpius*), dans des stations plus humides que celles, très sèches, où il est le plus fréquent.

La plupart des déplacements d'optimum semblent dus aux effets de la compétition. ELLENBERG (1954) a montré, par des cultures expérimentales que, quand pour un même descripteur, deux espèces ayant des profils écologiques voisins, sont mises en compétition, leur optimum se déplace vers un bord opposé du profil, ce qui a pour effet de réduire la compétition sur chacune d'elle.

Dans le cas d'espèces se développant dans les conditions naturelles, la situation est plus complexe, et la compétition est « diffuse » (MACARTHUR, 1972), entre de nombreuses espèces et pour de nombreux descripteurs ; mais le résultat est le même : il peut y avoir un déplacement de l'optimum écologique de certaines espèces (PAUL & RICHARD, 1968). Ces phénomènes de compétition s'inscrivent dans la dynamique de la végétation, avec dominance momentanée à un stade donné.

BIBLIOGRAPHIE

BECKER, M., PICARD, J.-F. & TIMBAL, J., 1978.– Les espèces forestières à répartition bimodale : hypothèses et premiers éléments de réponse. *103e Congr. nat. soc. sav Nancy. sc.* I : 189-199.

BUGNON, F., BECKER, M., DUPIAS, G., RAMEAU, J.-C. & ROYER, J.-M., 1981.– Problèmes de floristique ou d'autoécologie posés par des espèces sylvatiques de Bourgogne. *Bull Soc bot. Fr. Actual. bot* 128 (34) : 101-111.

DAGET, Ph. & GODRON, M., 1982.– *Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés*. Masson, Paris. 163p.

ELLENBERG, P., 1954.– Ueber einige Fortschritte der kausalen Vegetationkunde. *Vegetatio. V-VI :* 199-211.

GODRON, M., 1965.– *Les principaux types de profils écologiques* Montpellier. C.N.R.S.-L.E., 8 p.

GODRON, M., DAGET, Ph., EMBERGER, L., LONG, G., LE FLOC, E., POISSONET, J., SAUVAGE, Ch & WACQUANT, J.-P., 1968.– *Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu.* C.N.R.S. Paris. 292 p.

GUINOCHET, M., 1973 – *Phytosociologie.* Masson, Paris. 227 p.

GUILLERM, J.-L., 1976.– *Traitement de l'information phytoécologique.* Montpellier. Univ. Sc. Tech. Languedoc. Instit. Bota. Labo Ecol. Phytosoc. 28 p.

MANDIN, J.-P., 1990.– *Essai de chorologie écologique sur la flore vasculaire du Vivarais méridional (France).* Thèse de Doctorat d'Ecologie. Université des Sciences et des Techniques du Languedoc. Montpellier. 229 p. + 262 p

MACARTHUR, R H., 1972.– *Geographical ecology : patterns in the distribution of species.* Harper Row. New York.

PAUL, Ph. & RICHARD, Y., 1968.– Etudes expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles. I L'action autécologique du sol sur les espèces calcicoles et calcifuges. *Oecol. Plant. 3(1)* 2948.

Bull Ecol., t. 23 (3-4) 1992 : 163-174

ÉTUDE COMPARÉE DE PLUSIEURS TYPES D'ANALYSES SPATIALES SUR DES FORÊTS SEMI-DÉCIDUES DE LA VALLÉE DU NIARI (CONGO)*

Félix KOUBOUANA

Laboratoire de Phytologie quantitative, Université Pierre et Marie Curie, 4 Place Jussieu, 75252 Paris Cedex 05

SUMMARY
(original scientific paper)

COMPARATIVE STUDIES OF SOME METHODS OF SPATIAL ANALYSIS FROM SEMI-DECIDUOUS FORESTS OF THE NIARI VALLEY (CONGO).
The study was conducted in 8 000 m² parcels in six tropical semi-deciduous forests in the Niari Valley (Congo), using dispersion indices, variance analysis and variograms. The structure of the forests has a linear relation to the Mangenot climatic index and to average annual rainfall. These relations do not hold true for the floristic composition. A study was conducted to assess the influence of basic parcel size on the results. A simple descriptor such as the residual mean square of the variance analysis was found to be robust. Human activity had a strong modifying influence on the forest structure studied.

KEY WORDS : Forest structure - Dispersion indices - Variance analysis - Variograms

RÉSUMÉ
(travail original)

Étude de placettes de 8 000 m² dans six forêts tropicales semi-décidues de la Vallée du Niari, au moyen d'indices de dispersion, d'analyses de variance et de variogrammes. La structure de ces forêts est liée de façon linéaire à l'indice climatique de Mangenot et au total annuel moyen des pluies, ce qui n'est pas le cas de leur composition floristique. Une étude de l'influence de la taille des placettes élémentaires sur les résultats obtenus a été faite. Un descripteur simple comme le carré moyen résiduel de l'analyse de variance s'est montré robuste à cet égard. L'action anthropique modifie fortement la structure étudiée.

MOTS CLÉS : Structure des forêts - Indices de dispersion - Analyse de variance - Variogrammes.

INTRODUCTION

La Vallée du Niari, au Congo, est située approximativement entre 12° et 15° de longitude Est, et 2°20 et 4°50 de latitude Sud. En forme de V ouvert (FIG. 1), elle est bordée au Nord par le Massif du Chaillu, au Sud Ouest par le Mayombe, au Sud par le Plateau des Cataractes et à l'Est par les Plateaux Tékés. Sa surface est importante, de l'ordre de 30.000 km², avec une largeur moyenne d'environ 80 km et une longueur de 375 km.

Le climat y est assez homogène. La durée moyenne annuelle d'insolation ne dépasse pas 1700 heures, valeur inférieure à celle de Paris. Les températures sont régulières, avec une amplitude absolue inférieure à 25°C, les moyennes mensuelles de maxima et minima s'étendant entre 21°C et 30°C. Les températures moyennes mensuelles oscillent au cours de l'année entre 23°C et 26°C. Le total annuel moyen des pluies varie de 980 mm dans la région de Jacob (effet écran, aux vents humides venant de l'Ouest, du Massif du Mbamba dans la chaîne du Mayombe) à 1840 mm pour Vinza, à l'extrême Est de la Vallée (FIG. 1). Leur répartition annuelle comprend une saison sèche de Juin à Septembre pour la partie Ouest, et de Juin à Août pour la partie Est. Une petite saison sèche, peu marquée, s'observe certaines années en Janvier et Février. L'humidité relative de l'air a des moyennes mensuelles supérieures à 80 % et le minimum absolu observé reste supérieur à 50 %.

La géologie est organisée autour de trois grandes séries, très variées dans le détail. La plus grande partie de la Vallée appartient à la série schisto-calcaire, précam-

* Manuscrit reçu le 22 juin 1992 ; version révisée acceptée le 29 septembre 1992.

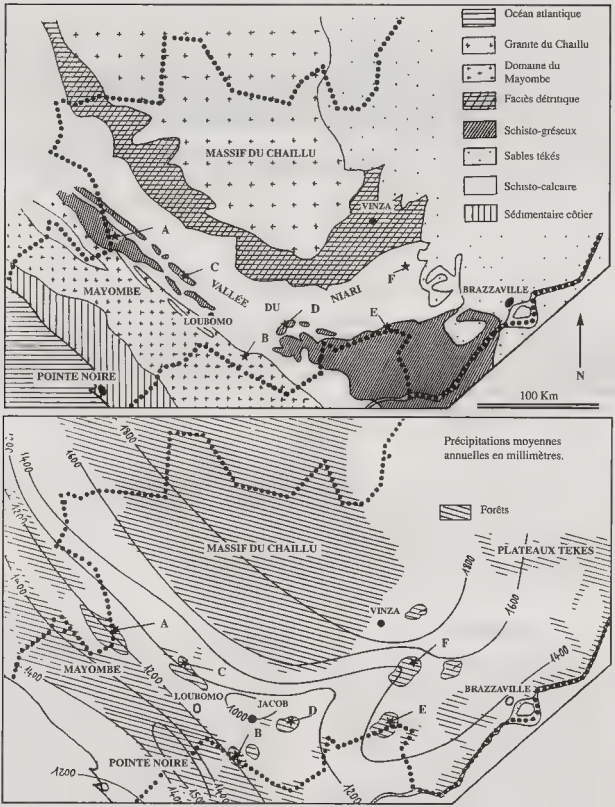


FIG. 1 – Géologie et Précipitations annuelles de la Vallée du Niari (A = forêt de Banda , B = forêt de Mikoutou ; C = forêt de Dibinga ; D = forêt de Moudoko ; E = forêt de Tsikanda ; F = forêt de Bangou).

Geology and annual precipitation in the Niari Valley (A = Banda forest ; B = Mikoutou forest , C = Dibinga forest ; D = Moudoko forest ; E = Tsikanda forest ; F = Bangou forest)

brienne. La série schisto-gréseuse qui caractérise le Plateau des Cataractes, et s'étend jusqu'au Sud de l'Angola, émet des digitations en direction Nord-Ouest. Elles apparaissent dans la vallée du Niari comme des buttes allongées dominant de façon assez abrupte la série schisto-calcaire avec une différence de niveau de 180 à 450 mètres. La série de la Bouenza, qui borde le Massif du Chaillu, correspond à un ensemble stratifié, d'argilites et de grès feldspathiques, considéré par les géologues comme une « sédimentation détritique en bordure d'un continent désertique glacé » précambrien (DADET, 1969). Notre relevé B (forêt de Mikoutou) a été fait très près de la vallée du Niari, sur le flanc du Mayombe, dans la série de la Mossouva caractérisée par des grès quartzitiques.

La végétation actuelle de la Vallée du Niari est essentiellement constituée de savanes à grandes Andropogonées, avec des *Hyparrhenia* (*sensu lato*) et *Andropogon* très abondants. La strate arbustive des groupements sur la série schisto-calcaire est caractérisée par *Vitex madiensis* Oliv., *Crossopteryx febrifuga* Benth. ou *Annona arenaria* Thonn. alors que les séries schisto-gréseuses et de la Bouenza ont des savanes à *Hymenocardia acida* Tul. Cette végétation de savanes a été étudiée en détail dans les Thèses d'Etat de KOECHLIN (1961) et DIAMOUANGANA (1989).

Actuellement, « dans la Vallée du Niari, la forêt est limitée à d'étroites galeries, à quelques boqueteaux d'origine humaine et à un certain nombre d'îlots forestiers plus importants comme des diverticules isolés du grand massif forestier » (KOECHLIN, 1961).

C'est à l'étude de ces îlots forestiers que nous nous sommes attaché dans une thèse qui sera prochainement soutenue (KOUBOUANA, 1992). Au cours de ce travail, il est apparu, en plus de l'étude proprement dite des forêts, que le test de différentes méthodes d'analyse spatiale sur cet exemple conduisait à des résultats théoriques intéressants. C'est le but de cet article, non dépourvu de conséquences pratiques puisqu'il pourrait dans des cas analogues faciliter un choix parmi les méthodes employées.

SITES ET MÉTHODES

Bien que la densité humaine actuelle soit faible dans la Vallée du Niari (de l'ordre de 7 hab/km²), l'impact de l'homme sur la forêt est important : défrichements pour des plantations vite abandonnées (manioc et bananes), coupe de bois de construction et surtout de bois de feu. Les sites d'étude (TAB. I) que nous avons retenus sont les moins anthropisés possible, mais ne peuvent être considérés comme entièrement naturels. Leur degré d'anthropisation est à peu près le même, à l'exception de la forêt de Tsikanda, dans une région beaucoup plus peuplée, qui subit une pression anthropique nettement plus forte. Les nombres d'individus et d'espèces relevés sur 8 000 m² dans chaque forêt figurent dans le tableau en annexe. On constate qu'à la forêt la plus anthropisée correspondent les valeurs les plus fortes. En effet de nombreux arbustes de bord de piste ou de végétation secondaire s'y sont infiltré.

TABLEAU I.– Caractéristiques des forêts étudiées.
Characteristics of forests studied

Code	A	B	C	D	E	F
Localité	BANDA	MIKOUTOU	DIBINGA	MOUDOKO	TSIKANDA	BANGOU
Longitude	12°3	13°11	12°33	13°32	14°28	14°16
Latitude	3°35	4°31	3°47	4°20	3°44	4°19
Lithologie	schisto-gréseux	grès-quartzitiques	schisto-gréseux	schisto-gréseux	schisto gréseux	schisto-calcaire
Pente	45°	20°	15°	50°	45°	50°
Orientation	O-E	E-S	N-S	NE-SO	E-O	SO-NE
Précipitations (mm)	1190	1060	1240	1160	1450	1650
Température (°C)	24.6	24.4	23.6	24.0	24.0	24.2
Indice de Mangenot	3.0	2.8	3.2	3.0	3.6	3.7
Nombre d'espèces sur 8000 m²	78	42	78	123	132	110

Toutes ces forêts appartiennent au grand groupe des forêts semi-décidues africaines (= *Celtidetalia* des Phytosociologues). En se basant uniquement sur leur composition floristique on peut y reconnaître trois groupes étroitement corrélés avec les sols, c'est-à-dire avec la nature de la roche-mère (FIG. 2). Ce point est développé par ailleurs (KOUBOUANA, 1992).

Dans chaque forêt nous avons délimité matériellement, par des piquets et des fils de couleur, une surface de 8 000 m² divisée en 80 parcelles élémentaires égales de 100 m² chacune (carré de côté = 10 mètres). Le grand côté de cette surface (= 100 mètres) a toujours été pris orthogonal à la ligne de plus grande pente de la station étudiée. Pour chaque parcelle élémentaire nous avons noté le nombre d'individus de chaque espèce végétale, ligneuse ou herbacée, mais épiphytes exclus. Le cumul de ces données nous a permis, secondairement, d'avoir ces valeurs pour des parcelles de 200, 400, 800, 1600, et 4000 m².

Trois méthodes d'étude de la structure au sol de la végétation ont été utilisées : des indices de dispersion, l'analyse de variance intra- et inter-blocs et la méthode des variogrammes.

Les indices de dispersion retenus ont été :

- l'indice de BLACKMAN (1942), simple rapport de la variance de l'échantillon à la moyenne. on sait qu'il est sensible à la taille des parcelles élémentaires. Nous l'avons corrigé suivant une suggestion de MATHERON (1965), en négligeant la somme des covariances d'extension, en divisant simplement la variance d'un quadrat de taille nA par n (A étant ici pris égal à 100 m²), et le notons IS.

- l'indice de MORISITA (1959) qui est égal à

$$I_M = n.\ \Sigma\,(x^2_i) - \Sigma\,(x_i) / (\Sigma\,x_i)^2 - \Sigma\,(x_i)$$

où x_i est le nombre d'individus dans le ième quadrat et n le nombre de parcelles élémentaires.

- l'« index mean crowding » de LLOYD (1967) qui est

$$m = \mu - \sigma^2/\mu - 1$$

μ étant la moyenne de l'échantillon et σ^2 sa variance. Nous avons utilisé la modification qui consiste à diviser cet indice par μ, obtenant ainsi une mésure convenable pour les distributions en agrégats, notée IL.

Ces trois indices ont été calculés pour des parcelles élémentaires de 200, 400, 800, 1600, et 4000 m² dans les six forêts étudiées, ce qui fournit trente valeurs par indice (TAB. II) ;

L'analyse de variance d'une surface divisée en p parcelles élémentaires a été introduite en Écologie par GREIG-SMITH (1952) et KERSHAW (1957). Elle fournit des écarts

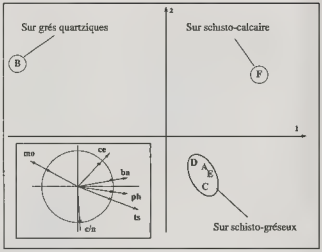


FIG. 2.– Répartition des forêts en fonction des axes 1 et 2 issue d une ACP effectuée sur des caractères du sol dans l'horizon A_1 (ba = bases échangeables ; c/n = rapport carbone/azote ; ce = capacité d'échange ; mo = matière organique ; ph = potentiel hydrogène ; ts = taux de saturation ; A, B, C, D, E et F comme dans la figure 1). *Distribution of the forests, as a function of axes 1 and 2, resulting from PCA performed on characters of soil horizon A_1 (ba = exchangeable bases ; c/n = carbon : nitrogen ratio , ce = exchange capacity ; mo = organic matter ; pH = hydrogen potential ; ts = saturation rate ; A, B, C, D, E and F as in Fig. 1)*

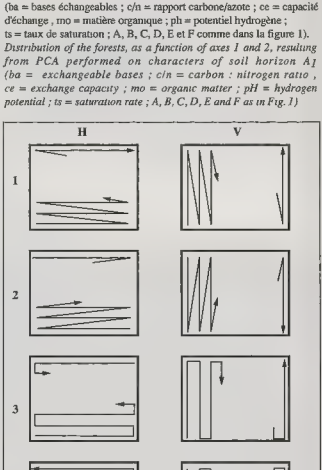


FIG. 3.– Différentes directions employées pour l'analyse variographique (H = direction orthogonale à la pente ; V = direction de la pente).
Directions used for variographic analysis (H = direction perpendicular to the slope ; V = direction of the slope).

TABLEAU II.– Valeurs des indices de dispersion et des carrés moyens résiduels dans le sens de la pente (Δ_1) et dans le sens orthogonal à celle-ci (Δ_2).
Dispersion index and residual mean squares values in the direction of the slope (Δ_1) and perpendicular to the slope (Δ_2).

	I_S	I_M	I_L	Δ_1	Δ_2
A1	13.92	10.16	10.16	60.32	38.72
A2	12.08	10.24	10.24	51.80	59.64
A3	8.80	9.76	9 68	45.52	56.20
A4	5.84	9.20	9.12	43.76	53.88
A5	6.64	9.44	9.44	44.92	53.92
B1	10.88	9.68	9.68	35.92	34.00
B2	5.60	8.88	8.88	36.84	38.24
B3	4.32	8.80	8.80	36.96	36.64
B4	3.44	8.72	8.72	38.40	38.56
B5	2.24	8.48	8.48	37.88	36.80
C1	33.36	14.16	14.16	102.36	95.36
C2	26.64	13.20	13.12	88.08	99.84
C3	12.16	10.32	10.32	92.32	93.60
C4	4.80	8.64	8.88	94.44	96.52
C5	0.96	8.16	8.16	70.72	66.40
D1	17.28	10.16	10.16	81.76	45.04
D2	14.00	9.92	9.92	73.16	71.84
D3	12.48	9.60	9.84	70.52	72.28
D4	10.00	9.28	9.52	71.48	72.12
D5	1.36	8.16	8.16	70.72	66.40
E1	46.64	12.40	12.32	450.32	213.92
E2	35.44	11.44	11.36	377.16	369.36
E3	30.64	11.04	10.96	359.08	353.04
E4	23.28	10.32	10.24	360.20	345.44
E5	21.12	10.08	10.08	347.92	342.32
F1	38.56	13.04	13.44	198.80	67.00
F2	35.28	12.80	13.20	157.96	154.52
F3	30.16	12.24	12.56	159.24	146.64
F4	24.96	11.44	11.84	155.92	157.40
F5	16.00	10.16	10.48	153.32	138.52

inter- et intra-parcelles mesurables par le carré moyen inter-parcelles (ou carré moyen factoriel) et le carré moyen intra-parcelles (ou carré moyen résiduel). Dans le tableau II, nous avons porté les valeurs du carré moyen résiduel, calculé à partir de comparaisons de parcelles dans le sens de la plus grande pente du terrain (Δ_1) ou dans le sens orthogonal (Δ_2). On notera que ce facteur a un effet variable, pouvant être important dans le cas de parcelles élémentaires de faible surface, inférieure à 400 m².

La méthode des variogrammes a été conçue par MATHERON (1965) pour mettre en évidence des anisotropies à l'intérieur d'un champ, au sens physique. Un variogramme se caractérise par la valeur :

$$2\,\gamma(h) = 1 / n - h \sum_{i=1}^{n+h} (x_{i+h} - x_i)^2$$

où x_i est l'effectif de la parcelle i, x_{i+h} est l'effectif d'une parcelle située à la distance h, et n le nombre total de couples de parcelles étudiées. Ces variogrammes étant très sensibles à la direction selon laquelle ils sont établis, nous avons retenu huit directions : quatre directions orthogonales à la pente (H1 à H4) et quatre (V1 à V4) suivant la pente (FIG. 3) pour des pas variant de 1 à 5, ce qui a fourni les valeurs du tableau III.

Ces données ont été traitées par des analyses en composantes principales (A C P).

TABLEAU III.- Valeurs des variogrammes obtenues dans le sens de la pente (V) et dans le sens orthogonal à celle-ci (H)
Variogram values obtained in the direction of the slope (V) and perpendicular to the slope (H).

	H1	V1	H2	V2	H3	V3	H4	V4
A1	13 04	13.20	13.04	13.20	13.04	13.28	13.04	13.28
A2	11.23	20.13	11.23	16.36	11.23	19.93	13.23	16.56
A3	8.44	18.20	8.44	20.24	8.44	22.46	8.44	22.94
A4	12.35	30.15	12.35	30.15	12.35	30.15	12.35	30.15
A5	15.22	25.93	15.22	25.93	15.22	30.06	15.20	30.06
B1	13.18	15 25	13.18	15.25	13.18	15.80	13.18	13.80
B2	14.82	13.58	14.82	10.01	14.82	13.40	14.82	10.20
B3	14.96	16 02	14.96	14.50	14.96	15.08	14.96	13.12
B4	14.87	17.95	14.87	17.95	14.87	17.95	14.87	17.95
B5	17.15	24.20	17.05	24.20	17.30	25.60	16.97	25.60
C1	13.19	31.45	13.19	31.45	13 11	35.50	13.19	35 51
C2	22.64	33.86	22.64	22.73	22.57	34.76	22.64	21.81
C3	29. 10	35.68	29. 10	35.64	29.08	41 .68	29.10	14.54
C4	39.85	51.17	39.85	51.17	40.00	51.05	39.85	51.17
C5	45.90	66.60	47.30	66.60	46.72	56.96	47.15	57.00
D1	13.83	21.15	13.19	31.45	13.11	35.50	13.19	35.51
D2	18.89	25.18	18.89	21.16	48.89	26.31	18.85	19.88
D3	12.42	31.72	12.42	30.10	12.42	36.98	12.42	31.60
D4	18.85	40.87	18.85	40.87	18.85	40.87	18.77	40.80
D5	26.10	36.80	22.40	36.80	26.00	32.86	22.50	32.70
E1	124.50	122.07	124.50	122.07	124.50	122.92	124.50	122.92
E2	108.70	145.33	108.70	129.60	108.70	145.15	108.70	129.78
E3	34.94	172.76	34.94	125.40	34.94	112.06	34.94	163.82
E4	107.68	225.15	107.68	225.15	107.68	225.15	107.68	225.15
E5	103.47	202.10	107.52	202.10	104.37	210.50	106.62	210.50
F1	18.65	37.95	18 65	37.98	18.65	44.92	21.93	48.64
F2	22.42	41.86	22.42	24.20	22.42	41.83	24.03	28.50
F3	16.85	63.16	16.85	61.42	16 85	68.32	16.85	70.86
F4	31.41	99.40	31.41	99.40	31.41	99.40	36.89	105.50
F5	34.50	132.23	34.17	132.23	34.67	132.10	41.07	132.10

RÉSULTATS

Une analyse en ACP, faite à partir du tableau II, donne, sur le plan 1-2 des axes composites, représentant 95,8 % de la variance, la projection représentée figure 4. Les différentes forêts sont nettement séparées, sans aucun recouvrement, avec des projections grossièrement parallèles entre elles. Les points représentant dans chaque forêt une étude à partir de parcelles élémentaires de taille donnée ne sont pas répartis au hasard. A la seule exception des points A_4 et A_5, plus la parcelle élémentaire est grande, plus le point représentatif s'approche des valeurs négatives des axes composites 1 et 2.

Sur le cercle des corrélations les indices I_M, I_S, I_L ont des directions très voisines, comme le sont celles des variables Δ_1 et Δ_2 représentant les carrés moyens résiduels des analyses de variance. Toutes ces variables sont proches du cercle des corrélations de diamètre 1, et donc très bien représentées. De la même façon les cos² des points A_1 à F_5 sont supérieurs à 0.95 (axes 1 et 2).

Dans la pratique habituelle la comparaison de forêts différentes est faite à partir de parcelles élémentaires de même surface. En se plaçant dans ce cas de figure, on note que quelle que soit cette taille de parcelle, les projections sur la direction Δ_1 de points représentant les différentes forêts étudiées ici restent dans un ordre constant (FIG. 5a)

comme elles le font pour l'axe Δ_2. Par contre ces projections sur la direction I_M (FIG. 5b) montrent que le classement de ces forêts varie assez fortement selon la taille de la parcelle élémentaire. Par exemple, pour une parcelle de 200 m², Dibinga (= C) est proche de Bangou (= F) alors que pour une parcelle de 4000 m² Dibinga est proche de Mikoutou (= B) et nettement éloigné de Bangou. A cet égard l'emploi de l'analyse de variance est plus robuste que celui des indices même corrigés de l'effet de taille des parcelles.

Des analyses comparables, à partir des données fournies par les variogrammes (TAB. III) sont très suffisamment décrites par le plan des axes composites 1 et 2 de l'ACP (FIG. 6) qui expliquent 99.4 % de la variance, les points représentatifs des individus (de A_1 à F_5) ayant des $\cos^2$ supérieurs à 0.93 (sauf B_2 et D_5 pour lesquels les $\cos^2$ sont de 0.87 et 0.84). La projection sur ce plan 1-2 est assez peu lisible au premier abord. Tout au plus peut-on noter la position isolée de la forêt de Tsikanda (= E) sauf E_3, les autres projections représentatives des forêts étant entre-mêlées.

On remarque que les directions de H_1 à H_4, et, d'autre part, de V_1 à V_4, sur la représentation du cercle des corrélations sont extrêmement voisines. Quel que soit le mode de balayage adopté, les variogrammes ne diffèrent que si les mesures sont effectuées perpendiculairement ou parallèlement à la ligne de plus forte pente. Désignons par H et V les moyennes respectives de H_1 à H_4 et de V_1 à V_4, et projetons sur ces directions les points représentatifs des différentes forêts et, à l'intérieur de chacune, des différentes tailles des parcelles élémentaires. On obtient les graphiques de la figure 7 (a et b).

Les variogrammes V (FIG. 3), calculés en suivant la plus grande pente de la placette étudiée, distinguent correctement les différentes forêts : quelle que soit la taille de la parcelle élémentaire l'ordre des forêts étudiées reste

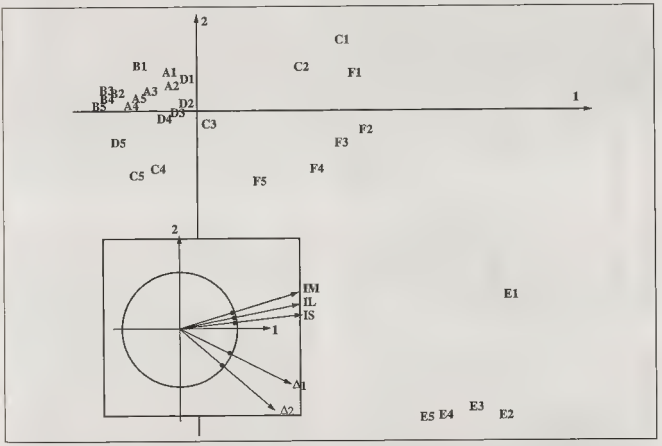


FIG. 4. Cercle des corrélations et projection des valeurs des indices de dispersion et carrés moyens résiduels dans le plan principal. I_M = Indice de MORISITA ; I_L = Indice de LLOYD . I_S = Indice de BLACKMAN ; Δ_1 = direction de la pente . Δ_2 = direction orthogonale la pente ; A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, B_1, B_2, B_3, B_4, B_5, C_1, C_2, C_3, C_4, C_5, D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, F_1, F_2, F_3, F_4 et F_5 = valeurs des indices et carrés moyens résiduels représentant les différentes forêts pour des quadrats de 200 (1), 400 (2), 800 (3) 1600 (4) et 4000 m² (5).

Component loadings and projections of dispersion index : values and residual mean squares in the principal plan I_M – Morisita Index ; I_L = Lloyd index , I_S = Blackman index , Δ_1 = direction of the slope ; Δ_2 = direction perpendicular to the slope , A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, B_1, B_2, B_3, B_4, B_5, C_1, C_2, C_3, C_4, C_5, D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, F_1, F_2, F_3, F_4 and F_5 = index values and residual mean squares representing the different forests for te 200, 400, 800, 1600 and 4000 m² quadrats.

FIG. 5.– Projections des points représentant les différentes forêts : 5 A : sur l'axe Δ_1 (direction de la pente) et 5B : sur l'axe I (Indice de MANGENOT).
Projection of points representing the different forests : 5A = on the Δ_1 axis (direction of the slope) and 5 B = on the IM axis (Morisita index) ; S = parcel size

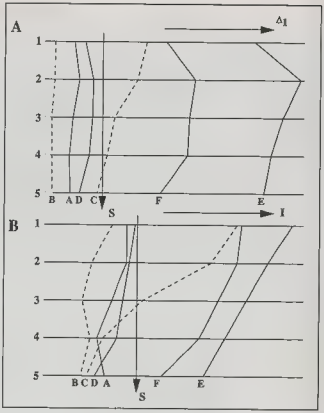
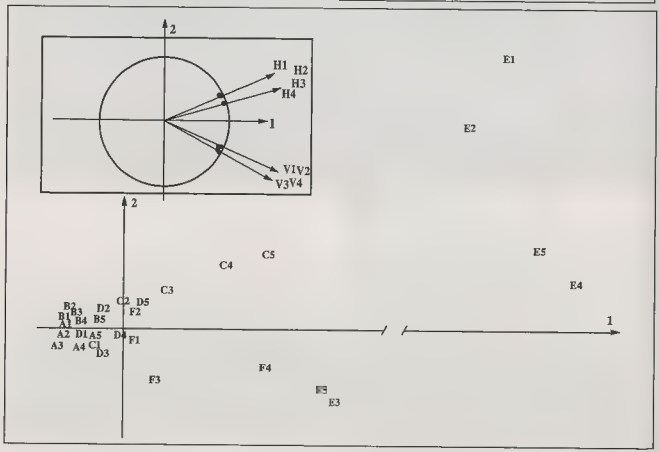


FIG. 6 (ci-dessous).– Cercle des corrélations et projection des valeurs des variogrammes dans le plan principal. H1, H2, H3 et H4 = valeurs du variogramme dans la direction orthogonale à la pente dans les sens 1, 2, 3 et 4 ; V1, V2, V3,V4 = valeurs du variogramme dans la direction de la pente dans les sens 1, 2, 3 et 4 ; A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, B_1, B_2, B_3, B_4, B_5, C_1, C_2, C_3, C_4, C_5, D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, F_1, F_2, F_3, F_4 et F_5 = valeurs du variogramme représentant les différentes forêts pour les quadrats de 200 (1), 400 (2), 800 (3),1600 (4) et 4000 m² (5).
Component loadings and projections of variogram values in the principal plan. H1, H2, H3 and H4 = variograrn values pependacular to the slope in orientations 1, 2, 3 and 4 ; Vl, V2, V3 and V4 = variogram values in the direction of the slope in orientations 1, 2, 3 and 4 ; A_1, A_2, A_3, A_4, A_5, B_1, B_2, B_3, B_4, B_5, C_1, C_2, C_3, C_4, C_5, D_1, D_2, D_3, D_4, D_5, E_1, E_2, E_3, E_4, E_5, F_1, F_2, F_3, F_4 and F_5 = index values and residual mean squares representing the different forests for the 200, 400, 800, 1600 and 4000 m² quadrats.



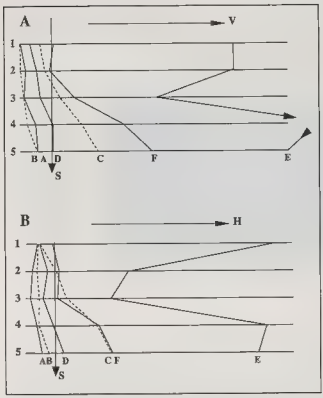


FIG. 7.– Projections des points représentant les différentes forêts sur l'axe H (Fig. 7A) et sur l'axe V (Fig. 7B) (valeur moyenne des variogrammes dans la direction orthogonale à la pente) ;
S = surface de la parcelle.
Projection of points representing the different forests on axis H (mean value of variograms perpendicular to the slope) and on axis V mean value of variograms in the direction of the slope) ;
S = parcel size.

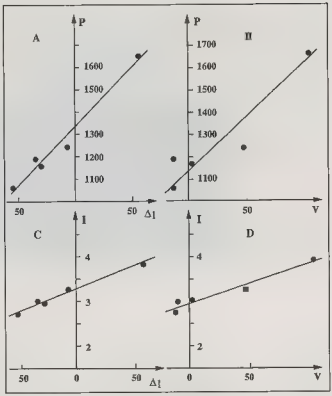


FIG. 8.– Relations entre carrés moyens résiduels et valeurs des variogrammes dans la direction V avec la pluviosité moyenne (A et B) puis avec l'indice de MANGENOT (C et D).
Relations between residual men squares and variogram values in direction Δl with mean annual precipitation (A and B) and with the Mangenot index (C and D)

identique (FIG. 7A). Il est important de remarquer que cet ordre est identique à celui noté figure 5 a, établie à partir d'autres critères. On ne sait cependant comment classer les forêts de Dibinga (= C) et de Bangou (= F) dont les positions relatives sur l'axe H varient selon la taille retenue pour la parcelle élémentaire. L'ensemble des résultats précédents peut-il être mis en parallèle avec un facteur climatique ou édaphique ? Nous avons choisi de comparer ici les abscisses des projections sur les directions Δ_1 et V (sens de la pente) des ACP déjà présentées, à la pluviosité annuelle moyenne et à l'indice climatique de Mangenot, construit pour les forêts africaines. Ce dernier est :

$$I = Y / X = \frac{P/100 + M_S + U_X/5}{N_S + 500/Un}$$

P = pluviosité annuelle en mm ;
Ms = pluviosité moyenne annuelle des mois secs en mm ;
Ns = nombre de mois secs (= à pluviosité inférieure à 50 mm) ;
Ux = humidité relative maximale annuelle en % ;
Un = humidité relative maximale mensuelle en % ;
Y = groupe les facteurs d'humidité ;
X = groupe les facteurs d'aridité.

Cette comparaison a été faite pour les différentes tailles de parcelle. Nous présentons ici celles correspondant à une surface de 4 000 m² (FIG. 8) qui nous paraît refléter l'échantillonnage le plus complet en éliminant le risque qui existe pour les parcelles de 8 000 m² d'inclure dans l'analyse des effets de bordure, et les paramètres de lissage par une droite indiqués tableau IV. On constate qu'une simple fonction linéaire rend bien compte de la correspondance entre valeurs dues à l'analyse de variance faite sur la structure au sol de la forêt et indice climatique ou pluviosité annuelle moyenne. Il importe de retirer de ces analyses la forêt de Tsikanda (= E) dont les points représentatifs sont très loin des alignements précédents et doivent être considérés comme « aberrants ». Nous en verrons plus loin la raison. Notons aussi l'excellente correspondance entre indice de Mangenot et résultats de l'analyse de variance ($r^2 = 0.997$).

Tableau IV.– Paramètres de lissage par une droite d'équation $y = a + bx$.
Fitting parameters according to the equation $y = a + bx$.

Lissage d'abscisse dans la direction	par	a	b	r^2
Δ_1	total annuel des pluies (P)	- 248	0.19	0.97
Δ_1	indice de MANGENOT (I)	- 406	124.90	0.99
V	total annuel des pluies (P)	- 302	0.27	0 88
V	indice de MANGENOT (I)	-541	182.81	0.94

CONCLUSIONS

En toute rigueur les conclusions que nous pouvons déduire de ce qui précède ne s'appliquent qu'aux forêts étudiées dans la vallée du Niari. Elles sont de deux ordres :

- en ce qui concerne les forêts du Niari, il y a une bonne correspondance entre la structure au sol, telle qu'elle apparaît par une étude avec des indices de dispersion, des analyses de variance ou des variogrammes, et le climat. Le lien avec la roche-mère est plus difficile à déterminer. En effet la séquence classificatoire B, A, D, C, F, E est en accord avec la nature de la roche-mère (B = grès quartziques, A, D, C, E = schisto-gréseux, F = schisto-calcaire), mais la nécessité d'échantillonner des forêts peu anthropisées fait que cette séquence est aussi celle du climat, du sec vers l'humide. L'extension de cette analyse à d'autres forêts semi-décidues, du Congo ou des Pays voisins (KOUBOUANA, 1992), laisse penser que c'est le climat qui est déterminant, beaucoup plus que la nature de la roche-mère. On notera que la position « aberrante » de la forêt de Tsikanda est très simplement explicable. La forte pression anthropique qu'elle subit en modifie nettement la structure (coupes, piétinements affectant les plantules, plantations). La figure 9 représente les relations entre total annuel moyen des pluies et position sur les axes 1, 2, 3 et 4 d'une AFC faite sur la seule composition floristique en tenant compte de l'effectif de chaque espèce. Il est aisé de constater que cette relation peut être quadratique, mais n'est sûrement pas linéaire. Il en est de même pour une comparaison entre structure au sol et composition floristique.

Nous concluons que la répartition au sol dans les forêts du Niari est tout à fait en accord avec le climat, peut-être en relation avec la nature de la roche-mère. Par contre, la composition floristique est peu sensible aux conditions climatiques actuelles.Une action anthropique forte modifie nettement répartition comme composition, ce qui n'a rien de surprenant.

- des conclusions méthodologiques peuvent aussi être tirées de ce travail, sous la réserve d'une vérification par l'étude d'autres forêts du même type.

Une étude, assez rapidement faite, par des indices de dispersion donne des résultats assez voisins de ceux apportés par une étude, assez longue, en analyses de variance (comparaison entre les figures 5a et 5b). Cependant l'analyse de variance, traduite par le carré moyen résiduel, donne des résultats beaucoup plus constants quand la taille de la parcelle élémentaire varie. C'est un avantage certain, puisque l'on peut alors retenir des parcelles de taille assez faible (200 ou 400 m²) et, à effort constant, en étudier un plus grand nombre.

Les variogrammes donnent grossièrement les mêmes résultats. Le mode de balayage adopté n'a pas d'influence nette sur les résultats obtenus, mais le sens global du balayage, selon la plus forte pente ou orthogonalement à cette direction, fournit des résultats un peu différents, et plus sensibles à la taille de la parcelle élémentaire que ne l'est l'analyse de variance selon GREIG-SMITH.

Cette dernière méthode, qui bénéficie de l'usage d'un ordinateur, mais n'en est pas du tout tributaire, nous paraît celle à retenir dans les conditions locales parfois difficiles

où se trouve sur le terrain l'Écologue africain. Aucune perte de qualité du travail est à craindre, d'après ce que nous ont montré les forêts de la vallée du Niari.

BIBLIOGRAPHIE

BLACKMANN, G.E., 1942.– Statistical and ecological studies in distribution of species in plant communities *Ann. Bot., N.S.*, 6 : 351-370.

DADET, P.,1969.– *Notice explicative de la carte géologique de la République du Congo Brazzaville au 1/500000*. BRGM, Paris,103 p.

DIAMOUANGANA, J. 1989.– *Contribution à l'étude des formations herbacées pâturées de la vallée du Niari (République Populaire du Congo)* Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux III.

GREIG-SMITH, P., 1952.– The use of random and contiguous quadrats in the study of plant communities. *Ann. Bot. N.S.* 16 : 293 - 316.

KERSHAW, K.A., 1957.– The use of cover and frequency in the detection of pattern in plant communities. *Ecol.* 38 : 291-299.

KOECHLIN, J., 1961.– *La végétation des savanes du sud de la République du Congo (capitale Brazzaville)*. Thèse de Doctorat, Fac.Sci. de Montpellier. 310p

KOUBOUANA, F., 1992.– *Analyse floristique et structurale des forêts de la Vallée du Niari* Thèse de Doctorat, Univ. Pierre et Marie Curie (en préparation).

LLOYD, M., 1967.– « Mean crowding ». *J. Anim. Ecol.*, 36 : 1-30.

MANGENOT, G., 1951.– Sur une formule permettant de caractériser le climat des régions intertropicales dans ses rapports avec la végétation. *Rev. Gén Bot.*, 58 : 353-372.

MATHERON, G., 1965.– *Les variables régionalisées et leur estimation*. Masson, Paris, 350 p

MORISITA, M., 1959.– Measuring the dispersion of individuals analysis of the distribution patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Sér. E., Biol.*, 2 . 215-235.

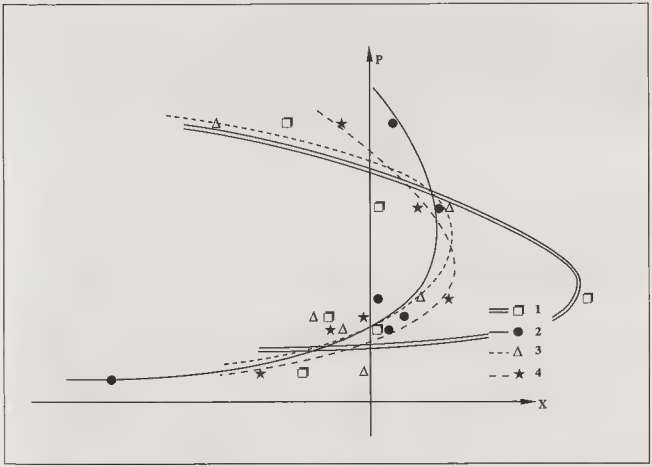


FIG. 9. Relations entre total moyen des pluies et position sur les axes 1, 2, 3 et 4 d'une AFC sur la composition floristique prenant en compte le nombre d'individus par espèces.

Relations between mean annual rainfall and position on axes 1, 2, 3 and 4 of a PCA on floristic composition, taking consideration of the number of individuals per species.

ANNEXE

Nombres d'espèces et d'individus dans les différentes forêts étudiées.
Number of species in the different forests studied.

Abréviation	Forêts	Nombre d'espèces ligneuses	Nombres d'espèces herbacées	Nombres d'individus
A	Banda	67	11	392
B	Mikoutou	37	5	321
C	Dibinga	70	8	381
D	Moudoko	99	24	487
E	Tsikanda	111	19	788
F	Bangou	91	19	508

Bull. Ecol., t. 23 (3-4) 1992 : 175-184

DYNAMIQUE DE LA COMMUNAUTÉ ALGALE D'UNE MARE TEMPORAIRE DES JBILETS (RÉGION DE MARRAKECH, MAROC)*

Pascal DUPUIS

Laboratoire de Botanique, Faculté des Sciences, B P. S/28 - Agadir (Maroc)

SUMMARY
(original scientific paper)

PHYTOPLANCTON DYNAMICS IN A TEMPORARY RAIN POOL IN MOROCCO (JBILETS, MARRAKECH AREA)

Oligohaline and alkaline waters of a temporary rain pool (arid Marocco), sampled in 1983 and 1984, were domnated by Chlorophyceae. The freshwater phytoplancton was compound of ubiquitous species, essentially Chlorococcales, during spring and autumn. In winter the nanoplankton was domnated by Cyanophyceae

The algal abundance and biomass reached maximum values in spring (5.1 x 10^8 ind l^{-1} and 217 mg l^{-1} respectively, and minimum in the end of autumn and beginning of winter (between 7.7 x 10^4 and 5.5 x 10^5 ind l^{-1} and between 0.1 mg l^{-1} and 0.8 mg l^{-1} respectively)

The change in the algal community is due to water level, temperature increase of nutriments and growth of macrophytes.

A comparison with others temporary rain pools of semi-arid Marocco shows that the size of phytoplankton species was smaller in the ephemeral and turbid puddles, and underlines the influence of cattle on phytoplancton composition and dynamics.

KEY-WORDS : Temporary rain pool - Arid Climate - Morocco - Phytoplankton - Diversity - Dynamics.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les eaux oligohalines et alcalines d'un milieu temporaire, la daya L'Ghadira étudié en 1983 et 1984 (Maroc aride, précipitations annuelles . 250 mm), sont dominées par les Chlorophycées La flore phytoplanctonique est composée pour l'essentiel d'espèces cosmopolites. Les Cyanophycées nanoplanctoniques ont été majoritaires l'hiver 1983, tandis que les Chlorococcales ont formé l'essentiel de la communauté au printemps et à l'automne 1984.

Les valeurs de la densité et de la biomasse du phytoplancton ont atteint respectivement l'ordre de 5,1 10^8 ind l^{-1} et de 217 mg l^{-1} au printemps 1984. Les plus faibles valeurs ont été enregistrées à la fin de l'automne et au début des mises en eaux hivernales entre 7,7.10^4 et 5,5.10^5 ind.l^{-1} pour les densités, et entre 0,1 mg.l^{-1} à 0,8 mg.l^{-1} pour la biomasse

L'évolution de la communauté algale est fonction du niveau d'eau, des températures, de l'augmentation de la charge organo minérale ainsi que du développement des macrophytes.

Une comparaison avec des dayas du Maroc semi-aride montre une réduction de la taille du phytoplancton dans les milieux les plus éphémères et les plus turbides et l'influence du bétail sur la composition et la dynamique du phytoplancton.

MOTS CLÉS : Mare temporaire - Climat aride - Maroc - Phytoplancton - Diversité - Dynamique.

* Manuscrit reçu le 6 octobre 1988 ; version révisée acceptée pour publication le 16 novembre 1992.

INTRODUCTION

Les mares temporaires constituent une situation extrême pour les peuplements des eaux continentales, particulièrement dans les zones les plus arides, offrant ainsi d'intéressantes opportunités pour étudier la dynamique des communautés planctoniques.

Au nord-ouest de Marrakech, dans le massif des Jbilets, les sols schisto-gréseux, imperméables, piègent les eaux de pluies dans de petites dépressions naturelles, les dayas. Ces mares d'une profondeur maximale de 0,5 m, dont le diamètre varie de 15 à 100 m, connaissent un cycle hydrique annuel de 3 à 6 mois. Lors des années déficitaires, elles subissent plusieurs assecs par cycle (FIG. 1).

L'analyse des successions saisonnières de la flore algale dans la daya L'Ghadira a été entreprise, d'un point de vue à la fois qualitatif et quantitatif, pour tenter d'en comprendre la dynamique en tenant compte du jeu des principaux facteurs abiotiques et biotiques. Une comparaison avec des dayas étudiées dans une autre région du Maroc par MARQUE (1986) et MARQUE & DAUTA (1987) vient éclairer la compréhension des phénomènes observés.

MILIEU, MATÉRIEL ET MÉTHODES

La daya L'Ghadira se situe à 480 m d'altitude, par 31°56' de latitude nord et 8°24' de longitude est. En espace découvert, exposée au vent et éloignée des cultures, elle possède un bassin versant à concavité prononcée où les groupements végétaux à thérophytes sont clairsemés parmi des affleurements schisteux. La végétation hydrophile se caractérise vers le centre de la mare par une population de renoncules sur lesquelles s'accrochent des spirogyres (FIG. 2). Ces dernières se trouvent aussi en bordure, là où dominent les Ptéridophytes (*Isoetes* et *Marsilea*). D'une année à l'autre, le développement et l'extension des macrophytes et des spirogynes varient en fonction de l'importance et de la durée de la submersion (FIG. 3).

Une première description du biotope, de la faune et des Phanérogames a été effectuée par BOUTIN *et al.* (1982). Les densités de Copépodes, Ostracodes, Phyllopodes, Nématodes et Cladocères ont été étudiées par THIERY (1987) ; l'influence de ces animaux sur le peuplement algal sera discutée.

FIG. 1.— Variation décadaire de la profondeur maximale (Zm) dans la daya L'Ghadira enregistrée durant 6 années (1979-1980 : observations incomplètes). Les périodes d'étude du phytoplancton choisies en 1983 et 1984 sont encadrées.
Variation of maximum depth (Zm) in the L'Ghadira daya as observe each ten days period during 6 successive cycles (no observation at the beginning of the 1979-1980 cycle) Boxes indicate the chosen periods, in 1983 and 1984, for phytoplankton analysis

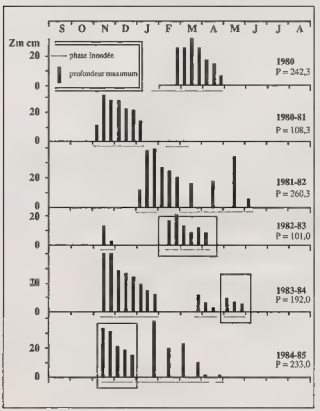
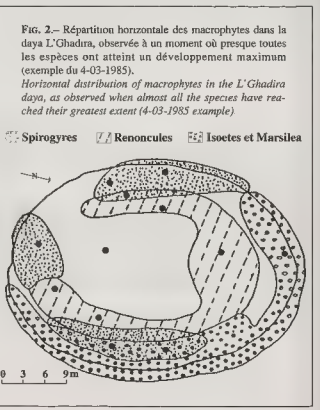


FIG. 2.– Répartition horizontale des macrophytes dans la daya L'Ghadira, observée à un moment où presque toutes les espèces ont atteint un développement maximum (exemple du 4-03-1985).
Horizontal distribution of macrophytes in the L'Ghadira daya, as observed when almost all the species have reached their greatest extent (4-03-1985 example)



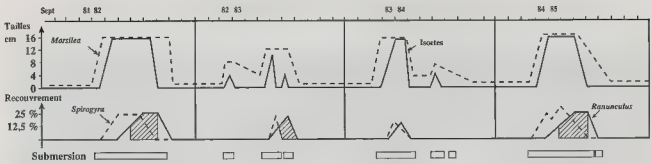


FIG. 3 —Variations de la taille des Ptéridophytes et du recouvrement des renoncules et spyrogures au cours de cycles successifs dans la daya L'Ghadira. Les hachures indiquent les périodes de floraison des renoncules.
Size variations of Pteridophytes and coverage variation of Ranonculus *and* Spyrogira *during successive cycles in the L'Ghadira daya The flowering periods of* Ranonculus *are indicated by hachures*

Les échantillons destinés à l'étude du phytoplancton, d'un volume minimum d'un litre, sont prélevés à l'aide d'un récipient à large bord de type « bécher », en perturbant le moins possible les sédiments qui ne sont pas déjà en suspension.

Pendant la durée de la mise en eau, la biomasse, les effectifs et la composition qualitative des populations phytoplanctoniques du centre de la daya ont été déterminées chaque semaine, en même temps que la profondeur maximale (ZM), la transparence (Zs, mesurée au disque de SECCHI) et la conductivité (Conductimètre TACUSSEL CD.6N).

Les valeurs décadaires des températures minimales (T mini en °C) et de l'insolation (Ins en heures) ont été déterminées grâce aux mesures journalières fournies par le Service Météréologique National de la station aéronautique de Marrakech-Menara.

Les comptages cellulaires ont été réalisés au laboratoire de Cryptogamie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, avec un microscope inversé (WILD) selon la méthode d'UTERMOHL (1958), la détermination des algues avec un microscope à immersion (WILD). La biomasse spécifique a été estimée par la méthode des biovolumes en assimilant chaque cellule à une forme géométrique simple.

La teneur en matières en suspension (M.E.S., résidu sec à 105°C) des eaux a été obtenue par THIERY (1987) à partir de prélèvements de 100 ml d'eau préfiltrée sur un tamis de 2,5 mm de vide de maille. De même la teneur en matière organique dissoute et particulaire a été estimée après incinération à 525°C pendant 6 heures, à différentes étapes de la submersion.

Des mesures de phosphates, nitrates et sulfates réalisées à l'aide du laboratoire portable HACH-chemical après passage sur filtre de 0,45 µm ont complété nos observations.

La daya L'Ghadira a été suivie depuis 1980, mais les périodes d'observation discutées ici ont été choisies au cours des années 1983 et 1984 en raison des conditions de submersions différentes qu'elles présentent (FIG. 1).

RÉSULTATS

COMPOSITION DE LA COMMUNAUTÉ ALGALE

Un premier inventaire de la communauté algale de la daya L'Ghadira a été établi, qui indique une richesse de l'ordre de 70 espèces (TAB. I). Dans l'ensemble, cette flore rassemble de nombreuses espèces à répartition cosmopolite, assez ubiquistes, bien que préférant les biotopes alcalins.

En raison de la faible épaisseur de la lame d'eau, il a été souvent difficile de séparer le phytoplancton du phytobenthos et des algues filamenteuses développées en bordure de la mare; les perturbations occasionnées par le vent et les animaux (ovins) provoquent la remise en suspension des algues benthiques ainsi que la dérive des touffes d'algues macroscopiques.

Néanmoins, il ressort des prélèvements en eau libre, qu'au sein du phytoplancton proprement dit, les Chlorococcales forment le groupe le plus riche, avec notamment 10 espèces et variétés de *Scenedesmus*. Hormis le genre *Ankyra*, les genres *Coelastrum, Chodatella* (= *Lagerheima*), *Monoraphidium* et *Actinastrum* sont représentés chacun par plusieurs espèces.

Les Cyanophycées de forme sphérique constituent la majorité du nanoplancton (ø < 10 µm, selon RAI, 1982), avec le genre *Synechocystis*. Les colonies de *Microcystis* sont moins fréquentes, tandis que les Cyanophycées filamenteuses flottantes, rassemblant plusieurs espèces d'*Oscillatoria* ainsi que des *Pseudanabaena*, sont peu

TABLEAU I.– Liste des espèces phytoplanctoniques récoltées dans la daya L'Ghadira (région de Marrakech, Maroc).
List of the phytoplankton species collected in the L'Ghadira daya (Marrakech area, Morocco).

CYANOPHYCEAE
Ordre des Chroococcales
Microcystis flos-aquae (Wittrock) Kirchner
Synechocystis aquatilis Sauvageaus

Ordre des Nostocales
Oscillatoria amphibia Agardh
Oscillatoria amoena Gomont
Oscillatoria brevis (Kützing) Gomont
Oscillatoria limnetica Lemmermann
Pseudanabaena catenata Lauterborn

EUCHLOROPHYCEAE
Ordre des Volvocales
Chlamydomonas sp.
Chlorogonium elongatum Dangeard
Pandorina morum (Muller) Bory
Phacotus lenticularis (E.) Stein
Pteromonas angulosa Lemmermann
Pteromonas golenkiniana Pascher
Ordre des Chlorococcales
Actinastrum hantzschii Lagerheim
Ankyra judayi (G.M. Smith) Fott
Characium acuminatum A. Braun
Chlorella sp.
Chodatella balatonica Scherffel
Chodatella playfairi Fott
Chodatella subsalsa Lemmermann
Coelastrum cambricum Archer
Coelastrum microporum Nažegeli
Dictyosphaerium elegans Bachmann
Golenkinopsis solitaria Korshikov
Kirchneriella obesa (W. West) Schmidle
Korshikoviella gracilipes (Lambert) Silva
Monoraphidium arcuatum (Korshikov) Hindak
Monoraphidium contortum Komarkova Legnerova
Monoraphidium convolutum Corda
Micractinium pusillum Fresenius
Oocystis parva W. et G.S. West
Pediastrum duplex Meyen
Rhopalosolen saccatus (Filarszki) Fott
Scenedesmus acuminatus (Lagerheim) Chodat
Scenedesmus brevispina (G.M. Smith) Chodat
Scenedesmus dispar (Brebisson) Rabenhorst
Scenedesmus ecordis Chodat
Scenedesmus ecornis var. *disciformis* Chodat
Scenedesmus gutwinskii Chodat
Scenedesmus opoliensis P. Richter
Scenedesmus quadricauda (Turpin) Brebisson
Scenedesmus spinosus Chodat
Scenedesmus sp
Tetraedron caudatus (Corda) Hansgirg
Tetraedron minimum (A. Braun) Hansgirg
Ordre des Chaetophorales
Stigeoclonium tenue (Ag.) Kützing

Ordre des Sphaeropleales
Sphaeroplea annulina (Roth) C.A. Agardh

Ordre des Oedogoniales
Bulbochaete nana Wittrock
Oedogonium capillare (Linné) Kützing

ZYGOPHYCEAE
Ordre des Desmidiales
Closterium acerosum var *minus* (Schrank) Ehrenberg
Closterium leiblenii Kützing
Closterium lunnula (Müll.) Nitzsch
Cosmarium biretum Ralfs
Cosmarium latifrons Lundell
Cosmarium scopulorum Borge
Cosmarium subcostatum Nordstest
Penium margaritaceum (Ehrenberg) Brebisson
Ordre des Zynématales
Spirogyra maxima (Hassall) Wittrock
Spirogyra neglecta (Hassall) Kützing
Zygnema excompressum Transeau

EUGLENOPHYCEAE
Ordre des Colaciales
Colacium vesicolum Ehrenberg

Ordre des Euglénales
Euglena sp. forme métabolique
Euglena oxyuris Schmarda
Phacus caudatus Hübner
Trachelomonas hispida (Perty) Stein emend. Deflandre

CRYPTOPHYCEAE
Ordre des Cryptomonadales
Cryptomonas ovata Ehrenberg

CHRYSOPHYCEAE
Ordre des Ochromonadales
Chromophyton rosanoffi Woronin emend. Couté (?)

DIATOMOPHYCEAE
Ordre des Naviculales
Hantzschia amphioxys (Ehrenberg) Grünow
Navicula sp
Nitzschia palea (Kützing) W. Smith
Pinnularia sp.
Stauroneis anceps Ehrenberg

représentées. Par ailleurs, les Euglénophycées des genres *Euglena*, *Phacus* et *Trachelomonas*, ainsi que les Zygnematales et les Volvocales planctoniques, sont en très faible abondance.

Parmi les Diatomophycées, seules quelques espèces sont vraiment communes, sans participer toutefois d'une manière significative à la biomasse du phytoplancton. Il s'agit de *Nitzschia palea*, *Hantzschia amphioxys*, *Stauroneis anceps*, ainsi que de plusieurs *Navicula* et *Pinnularia*.

Dans le benthos, on retrouve surtout des *Oscillatoria* ainsi que des Diatomées. Les Chrysophycées et les Cryptophycées sont localisées à l'interface eau/sédiment en période d'eau claire. Elles sont parfois épineustoniques (*Chromophyton*) vers la fin du cycle de la mare.

Autour des macrophytes des zones peu profondes, on peut distinguer le périphyton microscopique des espèces macroscopiques. Les premières appartiennent à l'ordre des *Desmidiaceae*, représentées par les genres *Cosmarium*, *Closterium* et *Penium*. Les bordures abritent aussi des *Chlamydomonas*, *Phacotus* et *Pandorina*. La biomasse des espèces filamenteuses est constituée, dans une large proportion, par des *Spirogyra* et dans une moindre mesure par des *Zygnema* accompagnés de quelques *Sphaeroplea*.

Les Oedogoniales des genres *Bulbochete* et *Oedogonium* sont épiphytes sur les macrophytes (*Marsilea* et *Ranunculus*).

Différents genres de Chlorococcales sont fixés sur les appendices des Crustacés Phyllopodes (*Triops*, *Chirocephalus*) ; il s'agit des *Characium*, *Korshikoviella*, *Rhopalosolen*, alors que les Colaciales (*Colacium*) sont épizoïques au cours d'une partie du cycle sur les Copépodes et les Cladocères.

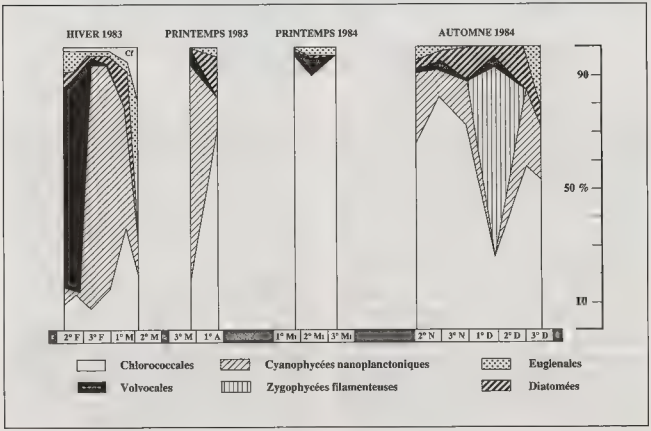
VARIATIONS SAISONNIÈRES DE LA COMPOSITION SPÉCIFIQUE

La figure 4 illustre les successions phytoplanctoniques observées en 1983 et en 1984. Le tableau II présente les variations correspondantes de la richesse spécifique et de l'indice de diversité de SHANNON. La période hivernale de 1983 a été caractérisée par une succession « Volvocales unicellulaires - Cyanophycées nanoplanctoniques ». Ces dernières ont succédé à *Pteromonas angulosa*, *Chlamydomonas sp.* et *Phacotus lenticularis*. L'ensemble de ces algues a été remplacé, en fin de cycle, par les Euglenophycées (*Colatium vesiculosum* détaché du zooplancton, *Euglena sp.* et *Phacus caudatus*) et par les Chlorococcales (*Scenedesmus quadricauda* et *Coelastrum microporum*), accompagnées par les Cyanophycées filamenteuses et les Diatomées benthiques.

Après un bref assèchement, la communauté de basses eaux du début du printemps, la même année, n'a pas été très différente : un important développement des Cyanophycées nanoplanctoniques a été suivi par celui des Chlorococcales. Ces dernières ont été largement dominées par *Scenedesmus quadricauda*, *Sc. gutwinski*, *Coelastrum microporum* et *Ankyra judayi*. Elles ont été accompagnées en phase terminale d'Euglénales (*Euglena oxyuris* et *Phacus caudatus*) auxquelles se mêlent des algues benthiques (Diatomées et Cyanophycées), ainsi que quelques *Desmidiaceae*.

Pendant la submersion printanière de mai 1984, la dominance des Chlorococcales fut très nette, avec des effectifs de la communauté composés à plus de 80 % par *Chodatella playfairi*, *Ch. subsalsa*, *Sc. gutwinski*, *Sc.*

FIG. 4.– Variations de la composition de la communauté phytoplanctonique de la daya L'Ghadira au cours de différents cycles.
Variations of the phytoplankton composition in the L'Ghadira daya during different cycles



Période	HIVER 1983					PRINTEMPS 1983		PRINTEMPS 1984			AUTOMNE 1984				
Date	14,2	22,2	1,03	8,03	11,3	28,03	6,04	8,05	15,05	22,05	12,11	19,11	28,11	8,12	19,12
IS	7	8	5	12	14	10	13	23	18	21	15	15	8	3	6
IH'	2,4	0,8	0,6	3,2	3,0	1,0	2,0	3,0	3,3	3,4	3,2	3,2	1,4	0,8	2,3

TABLEAU II.– Évolution de la richesse spécifique (S : nombre d'espèces) et de l'indice de diversité de SHANNON (H' en bits) aux différentes étapes de la submersion de la daya L'Ghadira.

Variations of the phytoplankton specific richness (S : number of species) and of the SHANNON's diversity index (H', bits) in the L'Ghadira daya during different cycles

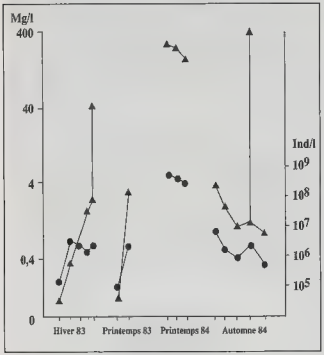


FIG. 5 Variations de la biomasse (B, mg/l) et de la densité (N, ind./l) du phytoplancton dans la daya L'Ghadira au cours de différents cycles.

Variations of biomass (B, mg/l) and density (N, ind./l) of phytoplanktonic algae in the L'Ghadira daya during different cycles

quadricauda, Sc. acuminatus, Co. microporum, Monoraphidium arcuatum et *A. judayi*. Les genres *Tetraedron, Oocystis, Kirchneriella* et *Actinastrum* ont été plus discrets. On note l'absence de Cyanophycées nanoplanctoniques dans ces eaux qui furent très peu profondes et très turbides.

En 1984, au début de la période automnale, trois jours après la submersion, dominèrent les Chlorococcales *Ankyra judayi, Chodatella balatonica, Coelastrum microporum, Scenedesmus quadricauda* et *Sc. acuminatus*, accompagnées, dans des proportions plus faibles, de Cyanophycées nanoplanctoniques. Seule *A. judayi* se maintint jusqu'à l'hiver. Alors qu'*Euglena sp.* était présente lors de la submersion, *Colacium vesiculosum* est apparu en fin de saison. Les Diatomées furent plus nombreuses au milieu du cycle. L'apparition des *Spirogyra* sur les bords de la mare s'est accompagnée de la dérive de nombreux filaments, au cours du mois de décembre, sous l'action du vent.

De l'ensemble de ces données, on peut conclure que la communauté des algues phytoplanctoniques du centre de la daya L'Ghadira est caractérisée par l'importance relative du nanoplancton à Cyanophycées (*Synechocystis*) lors des périodes de faible insolation, et par la dominance des Chlorococcales (*Scenedesmus, Coelastrum* et *Chodatella*) lors des périodes de jours longs et ensoleillés.

VARIATIONS QUANTITATIVES (BIOMASSE ET EFFECTIFS) DE LA COMMUNAUTÉ

Suivant des modalités différentes pour chaque épisode de remplissage, les effectifs globaux ont été en général compris dans la gamme 10^5 à 10^7 ind.l^{-1} (FIG. 5). Seules les valeurs du printemps 1984 sont beaucoup plus élevées avec $5{,}1.10^8$ ind.l^{-1}. Les valeurs les plus faibles ont été enregistrées au début des mises en eaux hivernales et du printemps 1983 avec $3{,}7.10^5$ et $1{,}6.10^5$ ind.l^{-1}.

Les biomasses ont été généralement comprises entre 0,8 et 3,7 mg.l^{-1}. Comme pour les effectifs, les valeurs du printemps 1984 furent beaucoup plus élevées avec 170 à 265 mg.l^{-1}.

Lors de la dérive des *Spirogyra* (décembre 1984) et de la remontée des Cyanophycées filamenteuses (mars 1983) les biomasses atteignent respectivement 493 et 43 mg.l^{-1} grâce à ces apports, venus des bords et du fond.

DISCUSSION

ÉVOLUTION DE LA COMMUNAUTÉ PHYTOPLANCTONIQUE EN FONCTION DES CARACTÉRISTIQUES CLIMATIQUES

Mis à part l'accident dû à l'enrichissement par les algues filamenteuses au début de décembre, on assiste à une diminution progressive des biomasses et des effectifs au cours de l'automne 1984, après la poussée phytoplanctonique initiale (Fig. 5). Cette évolution parallèle de la biomasse et des effectifs pendant cet épisode n'est vraisemblablement pas imputable à une diminution de l'énergie incidente, laquelle n'est d'ailleurs pas considérée comme facteur limitant en région subtropicale fortement éclairée (Pollinger, 1986). En effet, en décembre 1984, la durée d'insolation journalière moyenne, supérieure à la normale (7,6 h au lieu de 6,9 h), a compensé la faible diminution de l'irradiation. Ceci s'est de fait traduit par une température minimale de l'air quasi constante.

Il faut donc rechercher d'autres causes liées au fonctionnement de l'écosystème lui-même. Ayant vérifié que les teneurs en nutriments n'ont pas diminué de manière significative, puisque les nitrates sont passés de 7,5 à 6,0 mg.l^{-1} et les phosphates de 1,4 à 1,2 mg.l^{-1} entre début novembre et fin décembre, on peut se demander si le brassage a été suffisamment intense pour que la flore planctonique ait accès régulièrement à la lumière. Au cours de l'épisode considéré, la daya est au stade de hautes eaux ($0{,}20 < Zm < 0{,}30$ m) et la zone euphotique égale à trois fois la hauteur de transparence mesurée au disque de Secchi dans les eaux argileuses (Lemoalle, 1979) ne permet pas l'éclairement de l'ensemble de la lame d'eau, si l'on considère les données obtenues : en décembre 1984 la profondeur maximale était de l'ordre de 20 cm, mais la hauteur de transparence de l'ordre de 5 cm seulement. De plus les vents faibles de novembre à février (< 2,5 m/s en moyenne) n'ont pas favorisé une agitation importante du milieu (Reynolds, 1984).

Il semble donc, tout au moins en zone centrale de la daya, que la très faible transparence associée à un calme relatif des mouvements de convection soient l'une des raisons de la régression de la communauté phytoplanctonique en période de hautes eaux automnales. A ces facteurs s'ajoute un léger refroidissement des eaux : tout en restant supérieure à 12°C au cours de la journée, la température de l'eau s'abaisse en effet régulièrement entre fin novembre et fin décembre (mesure de la température maximale à 16H TU avant la baisse nocturne).

En revanche, l'irridiation quotidienne atteignant des valeurs très fortes en mai (Tab. III) et la durée d'insolation ayant été en mai 1984 très supérieure à la moyenne (9,5 h au lieu de 8,4 h) , on peut affirmer que la prolifération algale observée à cette période est à mettre en relation avec une énergie incidente élevée. En outre, l'importance des vents à vitesse élevée (de l'ordre de 30 % de vents de plus de 5 m/s) a dû entraîner un brassage favorable à l'éclairement de la flore.

Tableau III.– Irradiation globale quotidienne (Hn, Wh/m²) et durée d'insolation quotidienne (I, heures) dans la région de Marrakech (moyennes mensuelles pour la période 1955-1981, d'après Bahraoui-Buret *et al* , 1983).

Daily global irradiation (Hn, Wh/m²) and daily sunshine duration (I, hours) in the Marrakech area (monthly average values for the 1955-1981 period, after Bahraoui-Buret et al., *1983)*

	Novembre	Décembre	Février	Mars	Mai
Hn (Wh/m²)	3584	3198	4191	5165	6679
I (h)	7,1	6,9	7,4	8,0	8,4

ÉVOLUTION DE LA COMMUNAUTÉ EN FONCTION DES FACTEURS BIOTIQUES

D'une manière générale, d'après les travaux de Thiery (1987), les effectifs de la faune holoplanctonique herbivore-détritivore et du zooplancton filtreur augmentent au cours de chaque submersion. Si les effectifs algaux ne paraissent pas sensibles, dans l'ensemble, à cette augmentation des consommateurs, les Cyanophycées nanoplanctoniques (*Synechocystis*) régressent néanmoins au stade de basses eaux quelle que soit la saison (Fig. 4) : l'hypothèse d'un broutage par les Cladocères et les Rotifères des espèces les plus petites est à envisager. La diminution de l'effectif et de la biomasse du phytoplancton au cours de l'automne 1984, explicable, comme on l'a vu plus haut, par certains facteurs physiques, a pu être accentuée sur la fin par le développement des algues filamenteuses et, dans ces conditions, par l'impact des Cladocères filtreurs, dont on a observé l'augmentation à ce moment.

Alors qu'on aurait pu s'attendre à une diversité, des effectifs et une biomasse élevés au printemps 1983 comme on l'observa au printemps 1984, un phénomène d'eau claire fut provoqué par le développement des macrophytes (*Ranunculus*) dans la zone centrale : la biomasse et les effectifs du phytoplancton printanier (Chlorococcales) ont

TABLEAU IV. – Nombre de taxons d'algues phytoplanctoniques des dayas des Jbilets et des dayas de la Meseta occidentale (Maroc)
Numbers of taxa of phytoplanktonic algae *in the Jbilets and Western Meseta dayas (Morocco).*

TAXONS	Jbilets	Meseta	Taxons communs
CYANOPHYCEAE	19	1	
XANTHOPHYCEAE	2	1	2 (*Euglena acus, E. oxyuris*)
EUGLENOPHYCEAE	7	17	1 (*Crytomonas ovata*)
CRYTOPHYCEAE	1	2	
DINOPHYCEAE	0	1	* (*H. anphyoxys* et *N. palea*)
DIATOMOPHYCEAE	16 genres	10 genres (25 sp)	
CHRYSOPHYCEAE	4	0	
CHLOROPHYCEAE :			
VOLVOCALES	6	2	
TETRASPORALES	1	2	
CHLOROCOCCALES	32	18	
OEDOGONIALES	3	4	
CHAETOPHORALES	1	1	
SPHAEROPLEALES	1	0	
ZYGOPHYCEAE :			1 (*Zygnemopsis decusstata*)
ZYGNEMATALES	5	8	3 (*Cl. lunula, Co. botrytis, Co. remforme*)
DESMIDIALES	10	22	
TOTAL	108	104	7

* D'après DARLEY (com. personnelle) les genres *Amphora, Epithemia, Gonphonema, Navicula, Pinnularia, Stauroneis, Hantzschia* et *Nitzschia* sont communs aux deux groupes de dayas.

été ainsi limités par le couvert de renoncules dont les feuilles s'étalent en surface : seuls les Cyanophycées nanoplanctoniques, plus sciaphiles, s'accommodent de ces conditions.

L'évolution en apparence contradictoire des effectifs et de la biomasse au cours de l'hiver 1983 s'explique par un mélange, en fin de cycle, de deux communautés : les Euglenales et les Cyanophycées filamenteuses de grande taille ont constitué un apport d'éléments benthiques s'ajoutant au plancton, la hauteur d'eau étant devenue très faible. Une augmentation de diversité exprime également ce phénomène (TAB. II).

Abstraction faite des fins de cycles où l'on assiste au mélange des deux communautés phytoplanctoniques et benthiques, ce qui ne permet plus d'analyser facilement le phytoplancton seul, les variations de celui-ci dues à des facteurs biotiques semblent dépendre pour l'essentiel du développement des algues filamenteuses et des Renoncules, espèces compétitrices vis-à-vis du phytoplancton (KVET & MARVAN, 1986). En revanche, l'impact du zooplancton n'est pas évident : en effet si son abondance augmente en cours de cycle, elle ne se traduit pas nécessairement par une diminution corrélative du phytoplancton. D'ailleurs, certains auteurs considèrent que l'ingestion des algues nanoplanctoniques est réduite par l'augmentation des sédiments en suspension : selon JOSEPH & ARRUDA (1983) par exemple, ce phénomène serait sensible chez les Copépodes et les Cladocères, pour des teneurs en M.E.S. supérieures à 100 mg/l. ; or THIERY (1987) a mesuré dans la daya L'Ghadira des teneurs bien plus élevées, variant par exemple de 161 à 1449 mg/l au cours de l'hiver 1983.

ROLE DE L'ENRICHISSEMENT EN MATIÈRES ORGANIQUES D'ORIGINE EXOGÈNE

Lorsque la hauteur d'eau est importante (automne 1984 par exemple), la profondeur ne permet pas aux ovins de s'aventurer au centre de la mare, de sorte qu'il ne s'ensuit pas d'enrichissement en matière organique. En revanche, en fin de cycle printanier ou hivernal, la charge organique augmente à cause des déjections des moutons. On vérifie alors que les Eugleniens sont associées à ces fortes charges organiques (ANGELLI, 1978). Les modifications des teneurs en matières en suspension, que l'on ne peut mettre sur le compte du vent en période calme, sont liées au piétinement qui s'ajoute au phénomène de concentration du milieu avec l'assèchement.

COMPARAISON AVEC LES DAYAS DU PLATEAU CÔTIER

Les dayas de la Meseta Occidentale situées en région semi-aride ont été étudiées par MARQUE (1986) et MARQUE & DAUTA (1987). Le tableau IV présente les données établies à partir de l'échantillonnage de plusieurs dayas des Jbilets et de la région Ben Slimane/Sidi Bettache dans la Meseta. Si le nombre de taxons est au total peu différent, on note la très faible proportion d'espèces communes à ces milieux. Dans l'ensemble, les espèces des dayas de Jbilets sont de tailles plus réduites que celle des dayas occidentales, où dominent les *Trachelomonas*, *Closterium*, *Cosmarium*, *Volvox*, *Eudonina* et *Peridinium*.

Une comparaison plus détaillée entre les caractéristiques physicochimiques et biologiques des dayas L'Ghadira et la daya D4 SB (MARQUE, 1986), permet d'apprécier leurs ressemblances et leurs différences (TAB. V). Les valeurs de la conductivité et de la teneur en sulfates sont plus élevées dans la daya D4 SB, en raison des conditions géologiques et hydrologiques de la Meseta où les mares sont en contact avec les nappes phréatiques. A l'inverse, les ressources en azote et en phosphore sont légèrement supérieures dans la daya L'Ghadira.

Les variations de l'indice de diversité H' de SHANNON calculé sur les populations phytoplanctoniques ont les mêmes amplitudes dans les deux dayas. Elevé au début, il devient minimal pour augmenter de nouveau à la fin de la submersion. Il suit les variations de biomasse et de profondeur. Ceci traduit sans doute une certaine similitude fonctionnelle.

Les périodes qui succèdent à la mise en eau sont dominées par des espèces planctoniques différentes dans les deux dayas : Volvocales dans la daya D4 SB, Chlorococcales auxquelles s'ajoutent des Cyanophycées nanoplanctoniques dans la daya L'Ghadira. La classe de taille 12-45 µm domine grâce aux Chlorococcales dans cette dernière et grâce aux formes coloniales du nanoplancton dans la D4 SB (*Lobocystis*, *Dictyosphaerium*, *Sphaerocystis*). Beaucoup de ces algues à biovolume réduit possèdent un développement rapide. La classe de taille supérieure à 45 µm est représentée seulement dans la daya de la Meseta par des effectifs faibles de Volvocales (*Endorina sp.* et *Volvox aureus*).

Les périodes de hautes eaux sont caractérisées par la présence des algues filamenteuses dont certaines sont communes (*Zygnema decussata*) au deux mares. Le peuplement phytoplanctonique se caractérise alors par des densités très faibles. On retrouve des biomasses élevées grâce à des Desmidiées (*Closterium*, *Cosmarium* et *Staurastrum*) ainsi que quelques Peridiniens (*Peridinium gutwinskii*) de taille supérieure à 45 µm dans la daya D4 SB.

C'est au cours des périodes de basses eaux qu'apparaissent les plus grandes différences, notamment au prin-

TABLEAU V.– Caractéristiques physiques, chimiques et biologiques de deux dayas de différentes régions du Maroc.
Physical, chemical and biological patterns of two dayas from different areas in Morocco

	Daya L'Ghadira Jbilets	Daya D4 SB[1] Meseta occidentale
Condition climatique	Aride P < 250 mm	Semi-Aride 250 < P < 500 mm
Durée submersion continue (mois)	0,5-5,0	3,0-6,0
Dimensions Dxd (m) Zmax (cm)	41x31 40	220-170 35
Effectif (ø l-1)	105 7,5.106 *	3,8.105-3,8.106
Biomasses (mg.l-1)	0,8-3,7 *	1,7-6,7
Diversité spécifique (H')	0,6-3,4	1,0-3,0
Nitrates ($mg.l^{-1}$)	6-17	0,4-8,8
Phosphates ($mg.l^{-1}$)	1-3	0,05-1,8
Sulfates ($mg.l^{-1}$)	0-10	25-100
M.E.S. ($mg.\ l^{-1}$)	291-3850	27-726
Matière organique ($mg\ l^{-1}$)	17-218	7-257
Conductivité ($\mu S.cm^{-1}$)	50-500	90-1000
pH	7,3-8,8**	6,4-9,3

[1] D'après MARQUE (1986) et MARQUE & DAUTA (1987).

* Valeurs maximales du printemps 84 exclues.

** pH mesuré au centre de la mare.

temps. Les fleurs d'eau à Chlorococcales de la daya des Jbilets à diversité élevée, s'opposent aux proliférations de *Trachelomonas* dans l'autre mare l'indice de diversité atteignant de ce fait une valeur minimale. Cette présence très abondante des Euglenophycées dans la daya D4 SB est liée à la fréquentation des bovins : ceux-ci pénètrent dans l'eau et leurs déjections l'enrichissent de matière organique. On peut qualifier alors cette mare d'hyper-eutrophe (ANGELI, 1978) tandis que la daya L'Ghadira est de type eutrophe à cause des plus faibles apports exogènes introduits par les ovins, qui n'en fréquentent que les bords. Ceci montre l'importance des usages différents qui sont faits de ces mares dans le déterminisme de leur fonctionnement écologique et de leur diversité biologique.

CONCLUSION

Les résultats obtenus font apparaître quelques traits majeurs du fonctionnement des dayas, et suggèrent quelles peuvent être les facteurs abiotiques et biotiques intervenant dans le déterminisme de la dynamique des communautés phytoplanctoniques. Les interprétations restent cependant très partielles, faute d'une connaissance suffisante des relations entre phytoplancton, bactéries et zooplancton et des conditions de germination des stades de résistance et de repos des algues, en particulier filamenteuses (SASSON, 1959).

Au sein de la communauté planctonique, les espèces de petite taille à croissance rapide (« stratèges de type r ») jouent un rôle important dès les premières étapes de la mise en eau. La comparaison entre dayas suggère que ces espèces sont plus importantes dans les mares les plus éphémères, tandis que des espèces de plus grande taille sont plus nombreuses dans les mares restant en eau plus longtemps.

L'évolution temporelle de la communauté résulte de processus complexes. Lors des inondations de plus d'un mois, les algues filamenteuses sur les bords et les renoncules au centre entrent en compétition pour la lumière avec le phytoplancton, dont la composition se modifie. Cette stabilité hydrologique - toute relative - permet à des espèces de plus grande taille et à cycles plus longs de se développer. Par ailleurs, lorsque l'eau régresse, le bétail, avec des modalités diverses selon qu'il s'agit de bovins ou d'ovins, pénètre plus ou moins vers le centre des dayas ; ses apports en matière organique peuvent alors déclencher des « blooms », avec des compositions algales différentes en fonction des quantités de ces apports : les bovins peuvent ainsi conduire les mares en situation d'hyper-eutrophie.

Par ailleurs, lorsqu'il existe plusieurs cycles de mise en eau, entrecoupés d'assecs, de l'automne au printemps, la dynamique des communautés phytoplanctoniques est soumise à des combinaisons différentes de facteurs. En automne et en hiver, les vents sont en moyenne moins forts dans la région de Marrakech, ce qui entraîne une agitation de l'eau moindre qu'au printemps. En phase d'assèchement hivernal, cette turbulence plus faible, une augmentation des teneurs de matière en suspension, le refroidissement des eaux et, peut-être, la concentration des prédateurs se conjuguent pour déterminer une raréfaction des algues planctoniques. En revanche, au printemps, des quantités élevées peuvent être observées, en liaison avec une énergie incidente plus élevée et un brassage plus important du milieu par des vents plus forts ; à moins que la compétition avec les macrophytes n'ait le temps de s'exprimer.

BIBLIOGRAPHIE

ANGELI, N., 1978 .– Interaction entre qualité de l'eau et les éléments de son plancton . *In* PESSON, P., éd., *La pollution des eaux continentales*. GAUTHIER-VILLARS Ed., Paris : 97-133.

BAHRAOUI-BURET, J., BARGACH, M.N. & BENKADDOUR, M L., 1983.– *Le gisement solaire marocain*. SMER Ed., Rabat : 11 p.

BOUTIN, C., LESNE, L. & THIERY, A., 1982.– Ecologie et typologie de quelques mares temporaires à *Isoetes* d'une région aride du Maroc occidentale. *Ecol. Méditer.*, 8 (3) : 31-56.

JOSEPH, A. & ARRUNDA, G., 1983.– The role of suspended sediments in the nutrition of zooplankton in turbide reservoirs. *Ecology*, 64 (5) : 1225-1235.

KVET, J. & MARVAN, P., 1986.– The respective role of Macrophyte and Algal life forms in central european shallow waters. *In* : HEJNY *et al.*, eds., *Studies on shallow lakes and ponds*. Academia PRAHA : 171-184.

LEMOALLE, J., 1979.– *Biomasse et production phytoplanctonique du lac Tchad (1968-1976). Relation avec les conditions du milieu*. Thèse doct. Etat, Paris VI : 311 p

MARQUE, C., 1986.– *Etude de la structure et du fonctionnement des dayas de la Meseta occidentale Qualité physico-chimique des eaux. Dynamique et production primaire du phytoplancton et des macrophytes*. Thèse de 3e cycle, Toulouse III : 116 p

MARQUE, C. & DAUTA, A., 1987.– La production primaire d'une mare temporaire de la meseta occidentale marocaine. *Sciences de l'eau*, 6 (3) : 299-310.

POLLINGER, U., 1986.– Phytoplankton periodicity a subtropical lake (Lake Kinneret, Israël). *Hydrobiologia*, 138 : 127-138.

RAI, H., 1982.– Primary production of various size fractions of natural phytoplankton communities in a north German lake. *Arch Hydrobiol.*, 95 (1-4) : 395-412.

REYNOLDS, C.S., 1984.– Periodicity and change in phytoplankton composition. *In* : REYNOLDS, C.S., ed., *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press : 277-328.

SASSON, A., 1959.– Recherches écologiques et biologiques sur les algues d'une mare temporaire la daya Sidi Hamida (Région Rabat). *Trav Inst. Scien. Cher.*, Ser. Bot., 17, vol. 1 : 103 p

THIERY, A., 1987.– *Les Crustacés Branchiopodes (Anostaca Notostraca et Conchostraca des milieux limniques temporaires (Dayas) au Maroc*. Thèse de Doctorat d'Etat, Univ. Sc. Tech. St-Jérôme, Marseille : 403 p.

UTERMOHL, H., 1958.– Zur Vervollkommung der quantitative Phytoplankton Methodik. *Mitt. Intern Ver. Limnol.*, 9 : 1-38

Bull. Ecol., t. 23 (3-4) 1992 : 185-200

L'ÉVALUATION ET LE SUIVI DE LA QUALITÉ BIOLOGIQUE DES ESTUAIRES

Bernard ELKAIM[1], Michel DESPREZ[2], Jean-Paul DUCROTOY[1-2], Jean Paul DUPONT[3], Robert LAFITE[3], Sylvain PICHARD[1], Hervé RYBARCZYK[1-2], Bernard SYLVAND[2-4] et James WILSON[5]

[1]*Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire d'Hydrobiologie, 12, rue Cuvier, 75005 Paris, France.*
[2]*Groupe d'Etudes des Milieux Estuariens et Littoraux, 115, Quai Jeanne d'Arc, 80230 Saint-Valery-sur-Somme, France*
[3]*Université de Rouen, Laboratoire de Géologie, 10, Boulevard de Broglie, 76130 Mont-Saint-Aignan, France*
[4]*C.N.R.S., Laboratoire Maritime, rue du Docteur Charcot, 14530 Luc-sur-Mer, France*
[5]*Trinity College, Environmental Sciences Unit, Dublin 2, Irelande.*

SUMMARY
(original scientific paper)

EVALUATION AND MONITORING OF BIOLOGICAL QUALITY OF ESTUARIES
Different methods of evaluating biological quality have been used for many years in a number of macrotidal estuaries in the English Channel. Based essentially on studies of the macrozoobenthos and its hydro-sedimentary environment, they can be organised into a progressive hierarchy thus :
- establishment of biosedimentary units and their associated bionomic or biocoenotic assemblages grouped according to multivariate analyses ; from these, maps were drawn up and « pilot » stations selected for long-term monitoring ;
- analysis of species diversity variation, in the reference sites and fitting of theoretical models of abundance to the data ;
- selection of indicator species showing either rapid response (« key » species) or slow response (« target » species) to fluctuations in the estuarine environment , these species have been the subject of both temporal (variation in numbers) and functional (reproduction, growth, productivity) studies ;
- calculation of indices of ecological quality (Biological Quality Index, Pollution Load Index).
These methods are presented with results obtained in a variety of Channel estuaries. Their place in an overall scheme and the outline for a suite of methods of bio-evaluation of estuaries are discussed and lead to a first proposition of bio-evaluation methods synthesis in an estuary.

KEY WORDS : Estuaries - Macrozoobenthos - Dynamic - Biological Quality - Monitoring.

RÉSUMÉ
(travail original)

Diverses méthodes d'évaluation de la qualité biologique ont été utilisées dans plusieurs estuaires macrotidaux de la Manche depuis un certain nombre d'années. Fondées, pour l'essentiel, sur l'étude du macrozoobenthos et de son environnement hydro sédimentaire, elles peuvent être organisées en une démarche progressive comprenant les étapes suivantes :
- la mise en évidence d'unités bio-sédimentaires et des assemblages biocénotiques ou bionomiques qui leurs sont associés, ceux-ci étant caractérisés à l'aide de techniques multivariées de traitement des données ; à partir de là, des cartes sont établies et des stations « pilotes » choisies où sont réalisés des suivis pluriannuels ;
- l'analyse, dans les sites de référence, des fluctuations de la diversité spécifique et de l'ajustement des données à des modèles théoriques de distribution des abondances ;
- la sélection d'espèces indicatrices, les unes à réponse rapide (espèces-clés), les autres à réponse lente (espèces-cibles) vis à-vis des fluctuations de l'environnement estuarien , ces espèces font l'objet d'études cinétiques (variations d'effectifs, structure d'âge) et fonctionnelles (reproduction, croissance, productivité);
- le calcul d'indices de qualité écologique (indice de qualité biologique d'une part, indice de charge polluante de l'autre).
Après une présentation de ces méthodes, illustrées par des résultats antérieurement acquis dans les estuaires de la Manche, une discussion générale permet de les replacer dans un cadre plus large et d'ébaucher ainsi une synthèse des méthodes de bio évaluation en estuaire

MOTS CLÉS : Estuaires - Macrozoobenthos - Dynamique - Qualité biologique - Suivi.

* Manuscrit reçu le 26 octobre 1991 ; version révisée acceptée le 10 décembre 1992.

INTRODUCTION

Situés entre le domaine continental et le domaine marin, les estuaires sont sensibles à toute variation de leur environnement, qu'elle naisse sur place, qu'elle provienne de l'amont, du fait d'apports continentaux, ou de l'aval, par modification de la pénétration des flux marins et de leurs apports (FIG. 1). Depuis quelques décennies, d'importants changements ont pu effectivement affecter ces systèmes écologiques complexes, en conséquence du développement socio-économique et de la multiplication d'usages souvent conflictuels.

En Manche, les estuaires - dits *macrotidaux* parce que soumis à des marées de forte amplitude - sont des systèmes en voie de réajustement depuis la transgression flandrienne. Ce processus naturel se traduit par un comblement progressif. Le plus souvent, bien des interventions humaines tendent à accélérer la sédimentation. Le colmatage devrait donc intervenir partout, à échéance plus ou moins longue selon les conditions hydrodynamiques locales et les modifications qu'elles subissent.

L'installation des espèces animales benthiques dans les sédiments, la composition des communautés qu'elles forment dépendent de cette évolution à relativement long terme, mais aussi, à court terme, des conditions écologiques engendrées par le conflit marée-décharge fluviale, lequel détermine largement les dépôts et les reprises de sédiments que les transports et implantations de larves. A ces mécanismes naturels s'ajoutent ceux qu'induisent les activités humaines, qu'il s'agisse de modifications physiques du système estuarien provoquées par des aménagements, ou des effets de pollutions.

Ces divers phénomènes entraînent des réactions variés des animaux benthiques, qui s'expriment par des modifications de certaines caractéristiques biologiques et par des variations d'abondance. Les espèces et les unités de peuplement qu'elles forment peuvent donc constituer des indicateurs efficaces pour détecter les transformations affectant les systèmes estuariens et porter des jugements sur l'altération éventuelle de leur qualité biologique. Des démarches de bio-évaluation peuvent alors être conçues pour répondre à une demande croissante émanant d'utilisateurs divers des espaces estuariens : industriels, aquaculteurs, agences de l'eau... Comme toujours dans ce type de problème, recherche fondamentale et recherche finalisée s'interpénètrent, avec l'espoir de concilier des aménagements judicieux et la sauvegarde des caractéristiques et potentialités essentielles des systèmes estuariens.

Dans le cadre de recherches entreprises sur différents estuaires de la Manche (FIG. 2, TAB. I), diverses méthodes ont été utilisées pour aborder ce problème de la qualité de l'environnement (ELKAIM, 1981 ; SYLVAND *et al.*, 1987 ; DUCROTOY *et al.*, 1987). Elles s'appuient sur l'étude qualitative et quantitative de la macrofaune benthique, ou macrozoobenthos. Avec des différences selon les espèces, les variations de densité de ces animaux intègrent bien les modifications naturelles ou provoquées de leur environnement. Leur comportement sédentaire, leur échantillonnage relativement fiable, en font des indicateurs écologiques performants (BEUKEMA, 1982 ; ELLIOT & MAC LUSKY, 1985).

Dans le présent article, après une discussion du concept de qualité biologique, nous présentons ces méthodes, illustrées par quelques uns de nos résultats, selon une démarche progressive, qui va de la caractérisation des principaux traits structuraux des systèmes estuariens jusqu'à l'évaluation de leur degré de modification. L'intérêt de cette démarche pour le diagnostic et le suivi des systèmes estuariens fait ensuite l'objet d'une discussion la situant dans le contexte des procédures de bio-évaluation des systèmes écologiques. Alors que les systèmes marins et plus encore limniques ont fait de ce point de vue l'objet de nombreux travaux (voir par exemple la revue critique

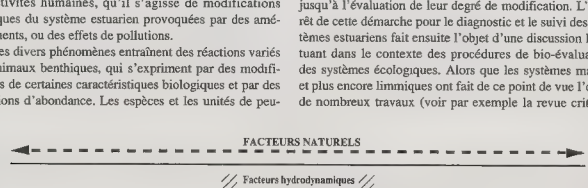


FIG. 1.– Position schématique de l'estuaire à l'interface entre domaines marin et continental.
Diagram of the estuary-position at the interface between marine and terrestrial habitats

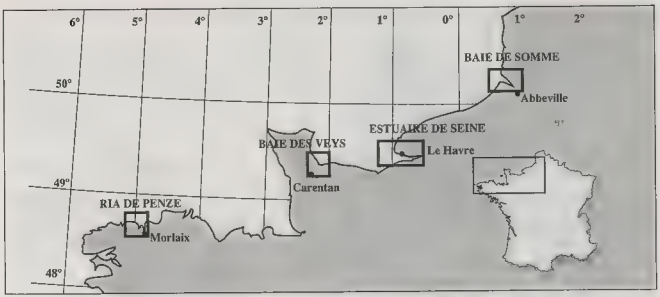


FIG. 2.– Localisation des 4 estuaires macrotidaux étudiés, situés sur les côtes françaises de la Manche.
Location map of the 4 macrotidal estuaries on the French coasts of the Channel

de BLANDIN, 1986), il n'en est pas de même pour les systèmes estuariens (WILSON, 1988) ; nous espérons donc apporter une contribution à la connaissance de ce problème.

TABLEAU I.– Caractéristiques générales des estuaires étudiés.
General characteristics of some Channel estuaries

Débit (m³/s) moyen	2,6 Très faible	60 Faible	380 Moyen	40 Faible
Marnage eaux moyennes (en mètre)	Fort 7,7	Fort 5,9	Fort 6,7	Fort 9
Nature du débouché géomorphologique	Simple	essentiellement double	Simple	Deux estuaires emboîtés
Aménagement	Négligeable	Réduction des surfaces inondables Portes à flot	Réduction des surfaces inondables Chenalisation de la Seine et 2 fosses de flot	Réduction des surfaces inondables écluses et bassin de chasse
Pollution	Négligeable	Faible à moyenne (organique)	Forte	Moyenne
Surface intertidale (en km²)	12	37	30	70
Exposition	abrité	Une partie ouverte à la houle	abrité	Une partie ouverte à la houle

LA QUALITÉ BIOLOGIQUE ET SON ÉVALUATION

La structure et le fonctionnement de tout système écologique sont la résultante de processus physiques, chimiques et biologiques spontanés auxquels s'ajoutent, dans des proportions très variables, des processus induits par les activités humaines. Les processus actifs à un instant donné tendent les uns à modifier la structure et le fonctionnement du système, les autres à en conserver les caractéristiques. Lorsque, pendant une période relativement longue à l'échelle humaine, prévalent des processus spontanés conservateurs, le système paraît naturellement stable. Le rôle insignifiant des processus anthropiques pendant cette période permet de dire que le système présente un degré de naturalité maximum. Les composantes biologiques du système étant les plus adaptées aux conditions environnementales de cette période de stabilité, on dira, par définition, que la qualité biologique du système est maximale.

L'état stable peut être caractérisé par des descripteurs physiques, chimiques et biologiques aux valeurs présentant des variations périodiques, ou même ne changeant pas de façon significative.

Si des processus d'origine anthropiques interfèrent avec les processus spontanés conservateurs en induisant des modifications plus ou moins durables de la structure et du fonctionnement du système, celui-ci acquiert un degré de naturalité et une qualité biologique plus faibles ; ceci se traduit par des changements de valeur de certains descripteurs. Un choix judicieux de descripteurs doit donc permettre de caractériser les variations de la qualité biologique d'une catégorie donnée de systèmes écologiques, à condition de disposer d'une description de l'état de réfé-

rence, naturellement stable, qui leur correspond. Ceci soulève un certain nombre de problèmes théoriques.

Pour NEF (1981), par exemple, il convient de s'appuyer sur la théorie climacique. Cet auteur propose en conséquence de considérer qu'un système écologique a une *Qualité Biologique Intrinsèque* (Q.B.I.) d'autant plus élevée que ce système est dans un état plus proche du climax qui lui correspond. Cette conception a été critiquée par BLANDIN, (1986) pour deux motifs. Tout d'abord, le concept de climax, dans son acception classique admise par NEF, est de plus en plus contesté. Ensuite, même si l'on admet la théorie climacique, la notion de qualité biologique intrinsèque est porteuse d'ambigüité. En effet, elle implique que tout stade d'une série dynamique a une Q.B.I. inférieure à celle du climax vers lequel il tend, alors que cette série peut se développer de façon totalement spontanée et chacun de ses stades être tout à fait naturel. De ce fait, la conception de NEF ne permet pas de distinguer, dans l'état d'un système écologique, ce qui relève de sa position dans une série dynamique spontanée et ce qui résulte d'une distorsion par rapport à cette position provoquée par des actions humaines.

BLANDIN, (1986) a proposé un autre cadre théorique, en s'appuyant sur la transposition du concept de stratégie adaptative à l'échelle des écosystèmes (BLANDIN *et al.*, 1976 ; BLANDIN, 1980). A tout instant, la structure d'un système écologique, en particulier sa structure spécifique, détermine ses potentialités d'adaptation aux modifications de son environnement, donc la diversité de ses évolutions ultérieures possibles. Un système écologique n'est alors plus considéré par référence à un état climacique vers lequel il tendrait nécessairement, sauf actions humaines contrariantes, mais par référence à une étape dans une dynamique orientée par des processus spontanés. Arrivé à ce stade, le système possède une structure qui conditionne la diversité de ses évolutions possibles. Si le système considéré résulte non pas de cette dynamique spontanée, mais d'une dynamique détournée par l'interférence de processus anthropiques, il se trouve, au moment où on l'observe, dans un état différent de celui qu'il aurait atteint au même moment par le seul jeu des processus spontanés. De ce fait, le système a des possibilités d'évolution ultérieures modifiées. Si l'on se situe dans ce cadre théorique, la qualité biologique s'évaluerait en comparant les deux états du point de vue de leurs plus ou moins nombreuses potentialités d'adaptation (FIG. 3).

Cette approche paraît apte à prendre en compte des systèmes écologiques pour lesquels il ne semble pas possible de définir un climax de référence. C'est le cas pour les systèmes estuariens, dont l'évolution prévisible est la disparition par comblement ; cependant, à l'échelle de systèmes aussi complexes, la notion de potentialité d'adaptation est délicate à cerner, ce qui rend difficile une approche satisfaisante de la qualité biologique. Toutefois,

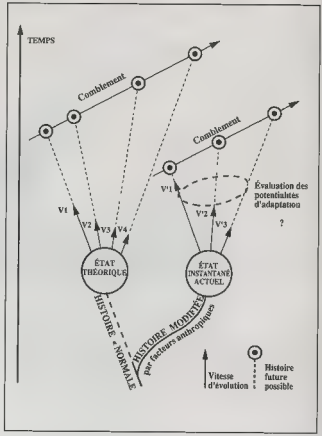


FIG. 3.– Types d'évaluation d'un écosystème estuarien macrotidal envisageables dans le cadre des théories sur les stratégies adaptatives (adapté de BLANDIN, 1986).
Assessment standard model of macrotidal estuarine ecosystems as part of the adaptative strategies theories framework (adaptated from BLANDIN, 1986)

si l'on se situe à une échelle de temps relativement courte par rapport à la durée nécessaire au comblement naturel des estuaires, ceux-ci peuvent être analysés par référence à un état plus ou moins durable aux composantes tout-à-fait caractéristiques. En particulier, les communautés benthiques d'un complexe estuarien comprennent non seulement des assemblages d'espèces les uns typiquement marins, les autres halo-continentaux, mais aussi des assemblages strictement estuariens, comme la « *Macoma* community » (THORSON, 1957). Même si, dans la pratique il est impossible de connaître exactement cet état de référence pour chaque estuaire, il est envisageable de concevoir des processus de suivi permettant de savoir si un système estuarien se rapproche ou s'écarte de cet état et s'il tend à se combler plus rapidement. Ces procédures s'appuieront en particulier sur le suivi de la répartition spatiale et de la composition des communautés benthiques. Complétées notamment par le suivi de différentes espèces indicatrices et par le calcul de divers indices synthétiques,

ces procédures permettent une bio-évaluation, certes imparfaite d'un point de vue théorique, mais déjà utile pour apprécier des degrés de perturbation et discerner des tendances évolutives. Ainsi, au moins de façon indirecte, il devrait être possible d'évaluer les capacités naturelles des systèmes estuariens, en termes de lieux de reproduction, de nourrisserie, d'épuration, de fertilisation, voire de halte migratoire.

PROPOSITIONS MÉTHODOLOGIQUES

Analyse biocénotique et suivi de stations de référence

Le diagnostic implique une première étape descriptive mettant en évidence la structure biosédimentaire du système étudié. Pour commencer, l'exploitation de l'imagerie aérienne est associée à des contrôles sur le terrain. Prenant en compte des éléments structuraux facilement repérables (cordons littoraux, delta externe, chenaux, schorre, plages et slikke, zones à « ripple marks », bancs à coquilles et à polychètes...), l'analyse conduit à définir les unités géomorphologiques majeures de l'estuaire, qui témoignent chacune de conditions hydrodynamiques particulières. La définition de ces unités tient compte de la nature et de la texture des substrats et des facteurs hydrologiques. La cartographie de ces unités permet de visualiser l'organisation de l'estuaire en grands sous-ensembles, appelés secteurs écologiques hydrosédimentaires par ELKAIM (1972), ou morpho-sédimentaires par DUPONT (1981). La figure 4 montre, à titre d'exemple, la carte établie selon cette démarche pour la Baie de Somme, en 1978.

L'analyse est ensuite affinée par une première caractérisation semi-quantitative du zoobenthos, qui aboutit à la détermination d'unités bio-sédimentaires. Ces ensembles « bios-sédiment » résultent i) du contexte géomorphologique et sédimentologique, qui détermine l'origine des matériaux ; ii) de l'hydrodynamisme, qui conditionne les dépôts ; iii) du contexte biologique régional, dont dépend la gamme des espèces dont les larves sont susceptibles de s'installer dans les sédiments. La répartition spatiale de ces unités bio-sédimentaires est traduite sous forme de cartes. La figure 5 illustre le cas de la Baie de Somme, analysée en 1978 (FIG. 5A) et en 1983-84 (FIG. 5B) : l'évolution rapide de l'estuaire est mise en évidence, avec l'augmentation du nombre des unités d'origine marine et l'extension des unités halo-continentales, contribuant ainsi à un resserrement du secteur estuarien.

Les unités bio-sédimentaires mises en évidence à une même époque peuvent être ordonnées en séquences depuis la zone marine jusqu'à la zone estuarienne la plus abritée, selon un gradient exprimant à la fois les variations spatiales de l'hydrodynamisme et celles des sédiments. L'étude quantitative de la macro-faune benthique est alors organisée selon un ou plusieurs transects représentatifs de ces séquences.

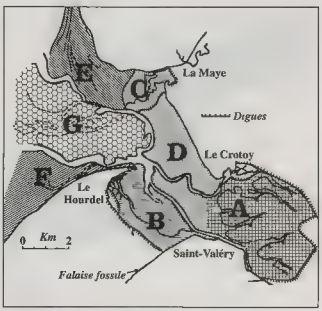


FIG. 4.– Définition des ensembles morphosédimentaires de la Baie de Somme (France) en 1978.
Morpho-sedimentary divisions of the Bay of Somme (France) in 1978

A : Ensemble estuarien de fond de baie - *Upper estuarine division*
B : Ensemble estuarien abrité - *Sheltered estuarine division*
C : Ensemble estuarien de la Maye - *Estuarine division of Maye*
D. Ensemble littoral abrité de la Bassée - *Sheltered coastal division of Bassée*
E : Ensemble littoral de « haute énergie » de la pointe de Saint-Quentin - *High energy division*
F : Ensemble littoral du versant externe de la flèche littorale du Hourdel - *Shore-bar outer division*
G : Ensemble du « pseudo-delta » externe - *tidal delta division*

Nous n'exposerons pas ici les problèmes posés par l'échantillonnage proprement dit, qui ont été traités antérieurement (voir en particulier DESPREZ *et al.*, 1986). Les données quantitatives obtenues -abondances, biomasses- sont exploitées à l'aide d'analyses multivariées (méthodes d'ordination en particulier), afin de dégager des groupements caractérisés par une composition spécifique particulière. Il se dégage généralement des assemblages à richesses spécifiques différentes, les uns riches, les autres paucispécifiques (assemblages estuariens notamment) ; certains peuvent être monospécifiques ; ces unités sont caractérisées par des indices de structure (critère de fidélité, rang-fréquence, dominance moyenne...).

A des degrés divers, ces différentes catégories d'assemblages plurispécifiques ou d'unités monospécifiques ont une signification bionomique, en ce sens qu'elles caractérisent de façon plus ou moins univoque des aires particulières du complexe estuarien et reflètent en même temps le poids relatif des influence marines et continentales. L'analyse de données, lorsque celles-ci ne portent que sur le macrozoobenthos, permet de dégager des

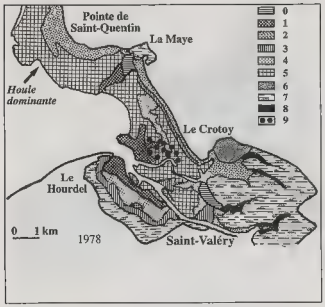


FIG. 5A.– Carte bio-sédimentaire de la Baie de Somme (1978).
Biosedimentary map of Somme Bay (1978).

0 - Sables vaseux compactés à *Corophium sp*
Compacted muddy sands with Corophium sp
1 : Sables vaseux à *Cerastoderma edule - Muddy sands with* Cerastoderma edule
2 Sablons à *Corophium sp. - Very fine sands with* Corophium sp
3 : Sables vaseux à *Nereis diversicolor et/ou Mya arenaria*
Muddy sands with Nereis diversicolor *and/or* Mya arenaria
4 : Sablons à *Pygospio elegans - Very fine sands with* Pygospio elegans
5 : Sables fins à *Arenicola marina - Fine sands with* Arenicola marina
6 : Pré-schorre - *Low salt-marshes*
7 : Schorre - *Salt-marshes*
8 : Vases à Oligochètes et/ou *Nereis diversicolor*
Muds with Oligochets and/or Nereis diversicolor
9 . Sables vaseux à *Macoma balthica - Muddy sands with* Macoma balthica

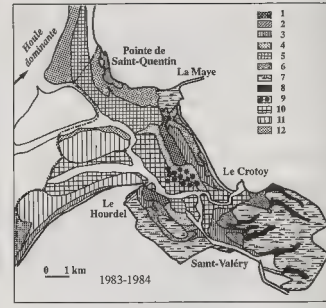


FIG. 5B.– Carte bio-sédimentaire de la Baie de Somme (1983-84) montrant l'évolution des unités depuis 1978.
Biosedimentary map of Somme Bay (1983-84) showing changes units since 1978.

1 Sables vaseux à *Cerastoderma edule - Muddy sands with* Cerastoderma edule
2 Sablons à *Corophium sp - Very fine sans with* Corophium sp
3 Sables vaseux à *Nereis diversicolor et/ou Mya arenaria*
Muddy sands with Nereis diversicolor *and/or* Mya arenaria
4 Sablons à *Pygospio elegans - Very fine sands with* Pygospio elegans
5 Sables à *Arenicola marina - Fine sands with* Arenicola marina
6 Pré-schorre - *Low Salt-marshes*
7 Schorre - *Salt-marshes*
8 : Vases à Oligochètes et/ou *Nereis diversicolor*
Muds with Oligochets *and/or* Nereis diversicolor
9 : Sables vaseux à *Macoma balthica - Muddy sands with* Macoma balthica
10 Sables instables à *Bathyporeia sp*
Non-stable sands with Bathyporeia sp., Macoma balthica
11 . Sables moyens à *Haustorius arenarius*
Medium sands with Haustorius arenarius
12 · Sables moyens à *Lamice conchilega - Medium sands with* Lamice conchilega

Chenaux et ports (en blanc sur la carte)
Channels and harbours (in « white » on the map)

assemblages d'espèces (ou d'unités monospécifiques) ayant seulement une signification statistique (présence commune et fréquente d'espèces liées aux mêmes stations). L'intérêt bionomique n'apparaît évidemment que si la matrice de données comporte des données écologiques utilisables comme variables supplémentaires : les assemblages ou les unités monospécifiques révélés par l'analyse statistique ont alors une signification bionomique et écologique (affinités similaires, interactions, relations spécifiques…). Ces assemblages à diversité spécifique variable ou ces unités monospécifiques peuvent avoir une signification essentiellement bionomique (exemple des assemblages en Baie de Somme, DUCROTOY *et al.*, 1986 et 1987) mais également, en fonction de la nature du groupement, être rapportés à une biocénose ou à une communauté déterminée et présenter alors une signification biocénotique (WHARFE, 1977 ; DESPREZ, 1981 ; ELKAIM, 1982 ; SMITH *et al.*, 1974…) ; dans le cas d'unités monospécifiques on aboutit à la mise en évidence d'un continuum représenté par des faciès qui, selon leur appartenance biocénotique, peuvent être groupées.

On retiendra surtout de cette étude d'unités de peuplement, leur valeur bionomique et écologique commune conduisant à l'établissement d'une cartographie de l'estuaire. En poursuivant notre exemple sur la Baie de Somme, la figure 6 illustre les résultats obtenus par l'analyse factorielle de correspondance (DUCROTOY *et al.*, 1986 et 1987). Hormis les peuplements halo-continentaux du pré-schorre et du schorre, cinq assemblages principaux ont été séparés en fonction des conditions hydrologiques, hydrodynamiques et sédimentaires : un assemblage marin diversifié, un assemblage marin sous influence estuarienne, un assemblage composite marin-estuarien, un assemblage estuarien diversifié et un assemblage estuarien de transi-

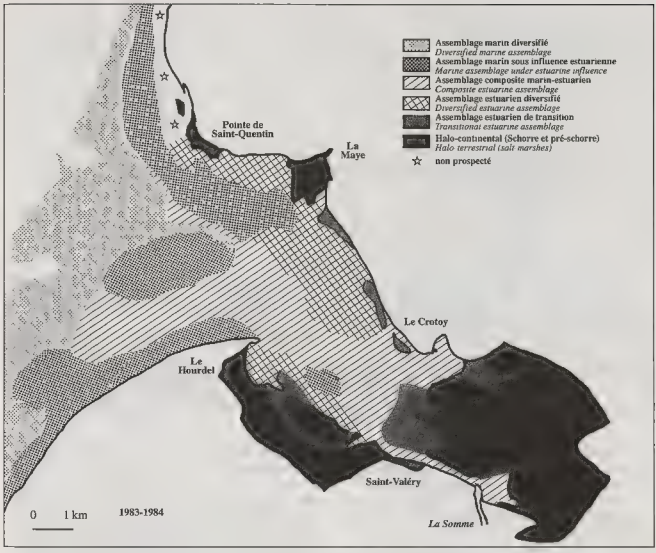


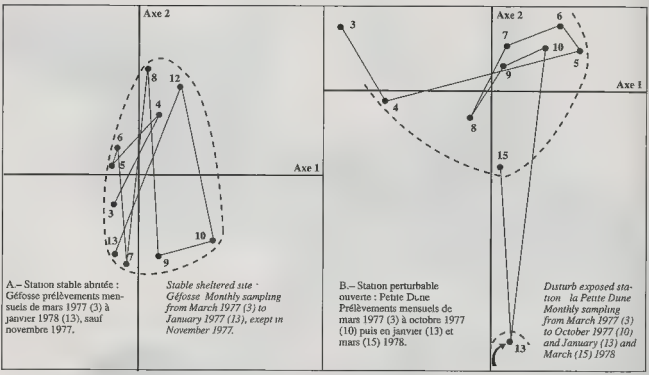
FIG. 6.– Exemple d'assemblages macrozoobenthiques : carte de la Baie de Somme en 1984.
Example of macrobenthic assemblages : map of Somme Bay (France) in 1984.

tion sous influence continentale. Cette classification permet une représentation cartographique plus synthétique du complexe estuarien que la prise en compte de la multiplicité des unités bio-sédimentaires. Elle permet des comparaisons entre estuaires, les divers assemblages s'y retrouvant avec un développement plus ou moins prononcé. Elle facilite en outre la comparaison avec les unités définies en milieu lagunaire en référence avec la notion de « confinement », qui, d'une certaine manière, exprime le degré d'influence marine (GUELORGET et PERTHUISOT, 1984). Toutefois, cette notion ne suffit pas à rendre compte de l'organisation des complexes estuariens, où le facteur hydrodynamique vient interférer avec l'influence marine.

L'établissement de cartes permet le choix de stations représentatives des assemblages mis en évidence en vue d'un suivi quantitatif pluriannuel. Le choix peut en outre être guidé à l'aide d'analyses multivariées révélant des comportements différents des communautés macrozoobenthiques face à des perturbations du milieu. Dans la Baie des Veys, par exemple, deux stations ont été suivies en parallèle suivant un rythme d'échantillonnage approximativement mensuel. L'analyse met en relief le caractère stable du peuplement de la station située en zone abritée, par comparaison avec le peuplement de la station située en zone ouverte : dans le premier cas, les points représentatifs des divers prélèvements mensuels autour de l'origine des axes forment un ensemble nettement plus compact que dans le second (FIG.7).

De façon générale, les stations doivent être choisies pour organiser un suivi régulier permettant de :

- caractériser la variabilité temporelle de l'environnement et du peuplement macrozoobenthique dans chaque site ;



A.– Station stable abritée : Géfosse prélèvements mensuels de mars 1977 (3) à janvier 1978 (13), sauf novembre 1977.

Stable sheltered site : Géfosse Monthly sampling from March 1977 (3) to January 1977 (13), exept in November 1977.

B.– Station perturbable ouverte : Petite Dune Prélèvements mensuels de mars 1977 (3) à octobre 1977 (10) puis en janvier (13) et mars (15) 1978.

Disturb exposed station la Petite Dune Monthly sampling from March 1977 (3) to October 1977 (10) and January (13) and March (15) 1978

FIG. 7.– Mise en évidence de stations de référence en Baie des Veys, par l'étude du cycle annuel d'abondance du macrozoobenthos intertidal, traité par analyse factorielle de correspondance.
Choice of reference-stations in Veys Bay by study of annual cycle of macrobenthic fauna numbers computed by correspondance factorial analysis

• comprendre la dynamique des populations en place et mettre en évidence les conséquences, sur cette dynamique, des perturbations d'origine naturelle et anthropiques ;

• rechercher les espèces dont la cinétique et la dynamique révèlent le plus finement les fluctuations des facteurs naturels et anthropiques.

Utilisation d'indices de diversité et de modèles de distribu-tion des abondances

La diversité exprime un certain degré d'organisation du peuplement en traduisant l'inégale répartition des individus entre ses diverses populations. Nous avons choisi parmi toutes les mesures possibles de diversité, l'indice de SHANNON-WIENER :

$$Ish = \sum_{i=1}^{i=N} pi \log_2 pi \quad \text{avec } (pi = \frac{qi}{Q})$$

$$\text{et l'équitabilité } E = \frac{Ish}{\log 2\, N}$$

avec qi = abondance de l'espèce i, Q = abondance totale, N = nombre d'espèces et pi = qi/Q.

Les avantages et les inconvénients de cet indice ont été maintes fois soulignés (PIELOU, 1966 ; DAGET, 1976 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1979...).

Dans l'estuaire de la Penzé par exemple, l'arrivée d'hydrocarbures provenant de l'échouage de l'Amoco Cadiz, en 1978, a entraîné des modifications des peuplements et des fluctuations de leurs indices de diversité et d'équitabilité (ELKAIM, 1981). Si l'on compare les valeurs de ces indices, calculées durant la période d'étiage 1978, à celles trouvées au cours de la même période en 1977, c'est à dire avant pollution de l'estuaire, on constate, selon les peuplements, soit une augmentation due à la disparition d'espèces pollusensibles (Crustacés Péricarides), soit à une décroissance, associée à l'augmentation de la fréquence relative d'espèces tolérantes « opportunistes » (Polychètes).

De telles fluctuations sont difficilement interprétables si le suivi des indices de diversité n'est pas associé à celui d'autres descripteurs : la détermination de la richesse spécifique, la mesure des abondances et des biomasses, la connaissance des espèces dominantes de premier et second rang. La connaissance des variations naturelles des peuplements aident à une meilleure interprétation des variations des indices de diversité. La seule détermination de l'indice de diversité n'est toutefois pas sans intérêt si l'on considère le « poids » de certaines espèces dans le calcul de sa valeur : celles qui influent fortement sur cette valeur doivent être considérées en priorité lorsque le suivi met en évidence des variations sensibles de la valeur de l'indice ;

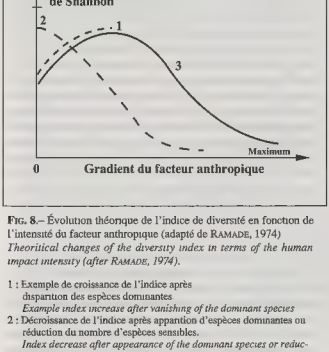


FIG. 8.– Évolution théorique de l'indice de diversité en fonction de l'intensité du facteur anthropique (adapté de RAMADE, 1974)
Theoritical changes of the diversity index in terms of the human impact intensity (after RAMADE, 1974).

1 : Exemple de croissance de l'indice après disparition des espèces dominantes
Example index increase after vanishing of the dominant species
2 : Décroissance de l'indice après apparition d'espèces dominantes ou réduction du nombre d'espèces sensibles.
Index decrease after appearance of the dominant species or reduction in sensitive species numbers
3 Schéma général simulant l'ensemble des variations possibles de l'indice.
General diagram simulating the possible variations of the indice

l'interprétation écologique de ces variations peut ainsi être mieux guidée.

En fonction de l'intensification d'un facteur anthropique perturbant, l'indice de diversité de Shannon varie en principe selon des modalités théoriques définies depuis déjà longtemps (FIG. 8). RAMADE *et al.* (1984), par exemple, ont mis en évidence des faits cadrant avec la théorie dans le cas d'écosystèmes aquatiques continentaux soumis à une pollution. Les observations faites dans l'estuaire de la Penzé sont du même ordre (ELKAIM, 1981). L'interprétation peut donc être orientée en fonction des hypothèses sous-jacentes au modèle théorique de variation de l'indice, qui portent notamment sur les variations des abondances relatives des espèces en fonction de leur sensibilité -ou, réciproquement de leur tolérance- à la perturbation.

L'utilisation des distributions des abondances, compte tenu de l'orientation de nos recherches, est envisageable dans la mesure où l'on s'en tient à la mise en évidence d'éventuelles variations dans le degré d'ajustement des données de terrain à un modèle théorique, susceptibles d'être provoquées par une perturbation naturelle ou anthropique (PATRICK, 1973 ; GRAY et MIRZA, 1979 ; CREMA et BONVICINI PAGLIAI, 1980). Mais il ne faut pas perdre de vue que l'interprétation écologique des modèles de distribution des abondances reste délicate (AMANIEU *et al.*, 1981) ; ainsi, le constat qu'un peuplement dont la distribution s'ajustait au modèle log-normal de Preston s'ajuste mieux au modèle log-linéaire de MOTOMURA à la suite d'une perturbation, ou l'inverse, n'est pas en lui-même porteur d'une information écologique évidente.

En outre, il n'est pas rare qu'un peuplement montre une distribution des abondances sans rapport avec un modèle connu. C'est ce qui a été constaté, par exemple, dans diverses stations de référence des estuaires de la Penzé et de la Seine. Les peuplements observés sont en effet caractérisés par une ou deux espèces très abondantes, quelques espèces d'abondance moyenne et un nombre élevé d'espèces à faible abondance. A certaines saisons cependant, les distributions de quelques peuplements peuvent se rapprocher d'un modèle log-linéaire, ce que l'on interprète habituellement comme la conséquence d'une situation où certains facteurs physiques de l'environnement sont particulièrement contraignants. De façon analogue, lorsqu'une perturbation a provoqué la régression ou même la disparition d'espèces dominantes sensibles, il arrive d'observer un meilleur ajustement au modèle log-linéaire (FIG. 9). Si l'on s'en tient à penser que ce modèle exprime une certaine forme d'équilibre écologique de la communauté, cette observation peut sembler paradoxale. Cela montre surtout qu'il faut être prudent dans l'utilisation des modèles de distribution d'abondances, comme dans celle des indices de diversité. Nous y reviendrons dans la discussion.

Utilisation d'espèces indicatrices de perturbations

Certaines espèces sembent posséder une capacité de réponse rapide (« quickly-responding species ») aux perturbations du milieu, sous forme de variations d'abondance à forte amplitude, du fait de leur sensibilité aux modifications aussi bien naturelles qu'anthropiques de leur environnement, en particulier hydro-sédimentaire. Ces espèces sont donc les plus intéressantes à étudier, pour caractériser l'évolution d'un site comme pour faire des comparaisons inter-sites, d'où le nom d'espèces clés (« key species ») que nous proposons de leur donner (voir DUCROTOY *et al.*, 1987).

Le Polychète *Pygospio elegans* en est un bon exemple. Cette espèce, susceptible de fortes variations d'abondance, donne de bonnes indications sur la dynamique des sédiments de type « sablons » (DESPREZ *et al.*, 1986 ; SYLVAND, 1986). Ainsi, dans l'estuaire de la Seine, ses faibles densités témoignent vraisemblablement à la remobilisation des sablons provoquée par divers aménagements. En Baie de Somme, au contraire, la pullulation de *Pygospio elegans* est à mettre en parallèle avec des apports de sablons qui ont contribué à la formation de banquettes exhaussées.

De façon analogue, on a observé en Baie des Veys, depuis quinze ans l'installation de l'espèce en relation avec le dépôt de sablons de la partie est de la baie.

Le Bivalve *Cerastoderma edule* est une autre espèce-clé, comme l'ont montré par exemple nos observations en Baie de Somme entre 1983-84 et 1986-87 : l'effondrement de ses populations (par anoxie essentiellement), concomitant de l'accroissement de celles de *Pygospio elegans*, traduit l'exhaussement de leurs biotopes provoqué par les apports de sablons ; il exprime sans doute aussi l'eutrophisation du milieu. Toutefois, d'importantes variations climatiques ont pu interférer dans le déterminisme de l'évolution des populations de *Cerastoderma edule* (voir DESPREZ *et al.*, 1987).

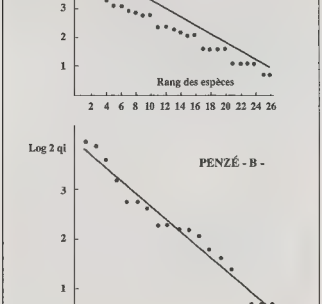


FIG. 9.– Modèles de distribution d'abondance du macrozoobenthos dans l'estuaire de la Penzé en 1977 et 1978
Distribution models of the macrobenthic fauna in the Penzé estuary in 1977 and 1978.
A . Avant pollution par les hydrocarbures : absence d'ajustement
Before pollution by hydrocarburs : no adjustement
B : Après pollution par les hydrocarbures : ajustement log-linéaire
After pollution by hydrocarburs : log-linear adjustement

De fait, le problème se pose souvent de pouvoir distinguer les rôles respectifs, dans les fluctuations des populations, des facteurs climatiques (selon des cycles à long terme) et des phénomènes d'origine anthropique. Dans cette perspective, il convient de s'intéresser à d'autres espèces qui, contrairement aux précédentes, réagissent peu aux perturbations à court terme, en raison d'une certaine robustesse, mais dont les variations lentes peuvent révéler des modifications progressives, sur de longues périodes, des facteurs climatiques. Ces espèces à réponse lente (« slowly-responding species ») ont donc une fonction indicatrice complémentaire de celle des espèces-clés ; nous suggérons pour les distinguer, de les appeler « espèces-cibles » (« target species »). Les Bivalves *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica* en sont de bons exemples, d'autant plus utiles que ces deux espèces ont de vastes aires de distribution.

Tout programme de suivi d'un estuaire a donc avantage à prendre en compte à la fois des espèces-clés et des espèces-cibles, sans qu'il soit forcément utile, en estuaire, de les classer en groupes écologiques comme cela a pu être fait pour le diagnostic de pollutions organiques (LEPPAKOWSKI, 1975). L'essentiel, selon nous, est de suivre les populations de ces espèces en ce qui concerne leurs densités, leurs structures d'âge et leurs distributions spatiales, puis d'exprimer les résultats sous forme cartographique, si possible par des méthodes informatiques facilitant les comparaisons diachroniques.

Toutefois, les données numériques et spatiales peuvent se révéler insuffisantes pour détecter certains phénomènes. Il est utile de les compléter par des informations d'ordre démographique (natalité, mortalité) et, mieux encore par des données biologiques à l'échelle des individus : les modalités de la reproduction et de la croissance, la productivité sont sensibles aux perturbations et peuvent fournir des signaux précoces témoignant d'un stress effectif. C'est ainsi que l'on a pu observer, en Baie de Somme, chez *Cerastoderma edule*, plusieurs phases inhabituelles de maturation des gamètes, au cours des années de crise de la population (de 1983-84 à 1986-87), qui ont également correspondu à des conditions climatiques extrêmes (DESPREZ *et al.*, 1987). De façon analogue, un arrêt de la croissance de *Macoma balthica* dans l'estuaire de la Seine, pendant plusieurs mois, (mais sans réduction des effectifs), ainsi qu'une modification de la productivité et du rapport P/B témoignent très vraisemblablement de modifications des conditions hydrodynamiques induites par la création d'un déversoir à proximité de la station étudiée (DESPREZ et DUPONT, 1986 ; DUCROTOY et DESPREZ, 1986).

Utilisation d'indices de qualité écologique

A la suite des travaux de TOMLINSON *et al.* (1980) et du protocole plus rigoureux établi par JEFFREY *et al.* (1985), nous proposons d'utiliser deux indices qui reflè-

tent assez bien le niveau de dégradation d'un estuaire, en particulier du point de vue de sa pollution. Il s'agit de l'indice de qualité biologique (IQB) et de l'indice de charge polluante (ICP).

Une fois les limites amont et aval d'un complexe estuarien établies, en prenant seulement en compte les slikkes et les estrans sableux, l'IQB se calcule à partir des surfaces relatives de trois zones définies de la façon suivante :

- zone A : zone dite « azoïque », caractérisée par l'absence totale ou l'extrême rareté de représentant de la macrofaune benthique ;
- zone B : zone à peuplement variable dans l'espace et dans le temps, parce que formé de nombreuses espèces opportunistes de petite taille, à cycle de développement bref et variation d'abondance de forte amplitude ;
- zone C : zone à conditions de milieu ne changeant pas de façon sensible à moyen ou même à long terme, et caractérisée en conséquence par des espèces à population stable.

L'IQB est défini par la formule suivante :

$$IQB = \text{antilog}_{10} \text{ (proportion C - proportion A)}$$

La zone B n'est pas considérée dans le calcul de l'IQB en raison des espèces qui s'y installent ; cependant cette zone influe directement dans les proportions des autres zones puisque A+B+C = 1.

La valeur de l'indice varie entre 0,1 et 10, une valeur faible traduisant une qualité médiocre, une valeur forte une bonne qualité. Ce type de notation est évidemment discutable, mais cela permet des comparaisons faciles entre sites. Ainsi, une valeur de 7,6 a été obtenue pour la Baie des Veys (Wilson et Elkaim, 1990), pour 5,3 dans la Baie de Somme et 3,9 dans l'estuaire de la Seine (Wilson *et al.*, 1987).

De telles différences sont d'autant plus significatives qu'elles sont corroborées par l'ICP, dont la détermination prend en compte l'analyse des polluants du sédiment exclusivement. Les teneurs de polluants dans l'eau et dans les organismes vivants eux-mêmes ne sont pas prises en considération, leur variabilité plus forte que dans le sédiment posant des problèmes d'interprétation. Le calcul en est assez complexe. Il est établi séparément pour chaque unité bio-sédimentaire (caractérisée ici par une espèce dominante) et pour chaque polluant, à l'aide de données préétablies sur des valeurs seuils, S et I, de la teneur du polluant (CP) dans le sédiment, définies de la façon suivante :

S : valeur de la teneur en polluant en dessous de laquelle celui-ci est considéré être sans effet sur les organismes vivants de l'unité bio-sédimentaire ;

I : valeur de la teneur en polluant au delà de laquelle une atteint irréversible est portée aux organismes vivants de l'unité bio-sédimentaire.

Notons que les valeurs seuils S et I ont été établies expérimentalement à partir d'observations in situ du comportement de la faune et des mesures des teneurs de polluants déterminés correspondants à ces valeurs seuils dans les sédiments. Ceci a été effectué, en fonction de l'estuaire, pour une grande variété de polluants et sur un nombre non négligeable d'espèces benthiques estuariennes. Les recherches dans ce domaine devraient donner lieu à plus ou moins long terme à l'établissement d'un catalogue de référence (Jeffrey *et al.*, 1985).

Lorsque les valeurs Sj et Ij pour un polluant j sont déterminées, pour une unité bio-sédimentaire i, ce polluant ayant une charge CPij, l'indice de charge polluante ICPij du polluant dans cette unité i :

$$ICP_{ij} = \text{antilog}_{10} \left(1 - \frac{CP_{ij} - S_j}{Ij - Sj}\right)$$

ICPij est ainsi calculé pour chacun des n polluants présents dans l'unité i. On calcule alors un ICP_i moyen pour l'unité, exprimant d'une certaine façon l'effet synergique possible de ces différents polluants sur l'espèce considérée :

$$ICPi = ICPi1 \times ICPi2 \times \ldots \times ICPij \times \ldots \times ICPin)^{1/n}$$

Si m unités bio-sédimentaires ont été prospectées dans l'estuaire, y compris le cas échéant dans les chenaux et les ports, on calcule un ICP moyen pour l'estuaire de la façon suivante :

$$ICP = (ICP1 \times ICP2 \times \ldots \times ICPm)^{1/m}$$

Une valeur élevée d'ICP traduit un faible niveau de pollution des sédiments, donc une bonne « qualité écologique » de l'estuaire ; une valeur faible traduit au contraire un fort niveau de pollution.

Cette méthode appliquée en Baie des Veys, en Baie de Somme et dans l'estuaire de la Seine a effectivement donné des résultats corroborant ceux donnés par l'IQB, puisque les valeurs obtenues pour l'ICP ont été respectivement de 7,1-3,4 et 0,8.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'emploi de méthodes biologiques pour apprécier et suivre les effets de perturbations d'origine et de nature diverses dans les complexes estuariens nous amène d'abord à poser le problème du choix des niveaux auxquels ces études peuvent être menées de la façon la plus pertinente.

Selon Elliott et McLusky (1985), l'organisation des peuplements estuariens s'établit selon un continuum, de sorte que l'écosystème estuarien ne saurait être découpé en entités discrètes. En conséquence, tout diagnostic ne pourrait être établi qu'en considérant ou bien le niveau des populations, ou bien celui de l'écosystème pris dans sa globalité.

Il est vrai que certains concepts, appliqués classiquement aux écosystèmes, comme la notion de climax et trans-

posés aux communautés benthiques des estuaires, peuvent poser un problème (McCALL et TEVESZ, 1985). De même, l'application du concept d'écosystème dans son sens classique à l'estuaire, milieu variable et hétérogène, à mosaïque de peuplement est discutable. Si en estuaire, nombre d'espèces benthiques se distribuent souvent en « continuum », il est aussi possible de mettre en évidence des assemblages d'espèces bien caractérisés et ayant une claire signification bionomique parce qu'associés à des conditions hydro-dynamiques et sédimentaires précises ; c'est ce que nous avons montré en estuaire de Seine (voir ELKAIM *et al.*, 1982) ou en Baie de Somme (DUCROTOY *et al.*, 1986 et 1987).

Le concept de continuum en estuaire semble difficilement généralisable en tout lieu et en tout temps ; la notion de gradient spatial et temporel, si spécifique aux milieux instables, est encore plus complexe en estuaire ; des discontinuités tranchées peuvent apparaître, en fonction des saisons et selon les facteurs écologiques, formant ainsi des limites objectives entre des assemblages d'espèces successifs ou adjacents. Si ces assemblages revêtent une signification biocénotique distincte ; on devrait alors les considérer, en prenant en compte leurs descripteurs physico-chimiques ou biotope, comme autant de couples « biocénose-biotope » et donc représentant autant d'écosystèmes associés par divers types d'interactions (flux de substances, de particules, d'organismes…) ; l'estuaire pourrait être considéré dans ce cadre comme un « écocomplexe » (BLANDIN et LAMOTTE, 1988). Cette interprétation s'appliquerait d'autant mieux avec ce concept que les assemblages seraient durables ; elle cadrerait bien avec le caractère d'hétérogénéité de l'estuaire.

Quelle que soit la typologie définie (assemblage ou continuum), quel que soit le statut des assemblages et des unités spécifiques (bionomique ou biocénotique), toutes ces unités caractérisent bionomiquement l'estuaire et reflètent les grandes influences marine, estuarienne ou halocontinentale.

Il est alors concevable d'établir le diagnostic d'un estuaire à d'autres niveaux que celui de population ou celui de complexe estuarien dans sa globalité : celui intermédiaire, constitué par les assemblages ou les unités monospécifiques groupés. L'approche bio-sédimentologique correspond, de fait, au niveau intermédiaire en distinguant, par croisement des données mésologiques et biologiques, des entités spatialement définies et donc cartographiables.

Evidemment, la mise en évidence de ces unités n'est pas exempte de critiques, dans la mesure où elle implique à chaque étape, du prélèvement à l'analyse des données, des choix méthodologiques qui peuvent obérer la pertinence des discriminations effectuées. Le risque est cependant réduit lorsqu'il y a une bonne convergence dans la distribution des unités spatiales entre les résultats des analyses des assemblages d'espèces d'une part, des facteurs abiotiques d'autre part (ELKAIM *et al.*, 1982 ; ZENETOS, 1991). De plus, les unités généralement mises en évidence dans les estuaires reflètent le plus souvent de façon logique les variations spatiales des influences marine et continentale. L'analogie entre les principales entités bio-sédimentaires des estuaires et celles qui ont été décrites dans les complexes lagunaires (GUELORGET et PERTHUISOT, 1984), même imparfaite, conforte également l'idée que ces entités ont une réelle signification écologique.

Cette première approche de l'évaluation nous semble réaliste et utile.

La prise en compte non seulement des données spatiales, mais aussi temporelles -en particulier saisonnières- est facilitée par l'emploi des analyses factorielles, outils performants pour orienter l'interprétation (LEGENDRE et LEGENDRE, 1979a, b). Dans cette perspective, il faut souligner l'intérêt de l'analyse triadique (THIOULOUZE et CHESSEL, 1987), qui conduit simultanément à l'ordination temporelle des relevés et à leur répartition selon une typologie spatiale cohérente.

Pourtant divers chercheurs sont restés opposés à tout traitement statistique (GOULD, 1981 ; RHOADS et GERMANO, 1986), comme d'autres l'ont été à l'emploi d'indices ou de modèles de distribution d'abondances (PEET, 1974). Il vrai qu'une valeur d'un indice de diversité ou l'ajustement satisfaisant d'une distribution des abondances à un modèle théorique n'ont eux-même que peu de valeur informative. Mais il faut bien voir que, dans les travaux à visée diagnostique, les indices de diversité (SHANNON et WEAWER, 1963), les modèles de distribution (PRESTON, 1948, 1980), les courbes de raréfaction (SANDERS, 1968) et les diagrammes « rang-fréquence » dits « courbes de Mandelbrot » (FRONTIER, 1976) ont été généralement employés pour des comparaisons diachroniques visant à mettre en évidence des modifications de structures de communautés à la suite de perturbations, des pollutions notamment.

Dans une perspective d'établissement de cartes bio-sédimentaires et d'unités de peuplements, il est possible d'envisager l'application d'indices et de modèles. Mais, quel en est l'intérêt pour apprécier la qualité biologique des estuaires ? Avant d'en débattre, deux points doivent être soulignés :

- il est important de bien connaître les conditions d'emploi, les contraintes et les objectifs formulés par les auteurs qui les ont proposés ;

- en estuaire (comme en lagune) le faible nombre d'espèces facilite l'estimation de la composition du peuplement.

En ce qui concerne les indices de diversité et d'équitabilité, leurs variations peuvent être dues à diverses causes : organisation cyclique du peuplement en relation avec le recrutement larvaire (AMANIEU *et al.*, 1980), évolution saisonnière due au réarrangement des populations à la suite, par exemple, de la disparition d'espèces sensibles aux conditions hydro-sédimentaires (LEPPAKOWSKI, 1975 ; LABOURG, 1980…), action d'une pollution par hydrocarbures (ELKAIM,

1981). De fait, ces indices avaient été proposés pour mettre en évidence des pollutions dans le milieu marin (GRAY, 1976). En revanche, leur utilisation en estuaire a été critiquée (WILSON, 1988). En effet, les estuaires n'ont pas une grande richesse en espèces et certaines d'entre elles ayant une forte dominance, il en résulte dans certains cas des valeurs faibles de ces indices, qui pourraient être interprétées comme l'expression d'une pollution du milieu. En réalité, ces valeurs n'ont pas d'intérêt dans l'absolu ; ce qui compte ce sont leurs éventuelles variations, révélées grâce à un suivi, et interprétées à l'aide de données sur la richesse spécifique, les densités et les biomasses.

Ces indices de calcul simple peuvent donc être utilisables avec les contraintes signalées pour apprécier et suivre les perturbations.

En ce qui concerne l'emploi des modèles de distribution d'abondance, un certain nombre de travaux ont porté sur la mise en évidence d'une pollution des communautés marines et sur le choix de procédure d'une sélection d'espèces indicatrices à partir du modèle log-normal de PRESTON (GRAY, 1979 ; GRAY et MIRZA, 1979 ; GRAY, 1981 ; GRAY et PEARSON, 1982). D'une manière générale, l'action d'un facteur polluant, notamment l'apport de matière organique, entraînerait la perte de l'ajustement à ce modèle (rupture de pente de la droite obtenue en coordonnées probits). De tels résultats ont été confirmés à la suite de travaux portant sur l'estuaire de la Tamise : le rétablissement de la qualité biologique de cet estuaire à partir de 1970 a été ainsi révélé par une amélioration de l'ajustement de distributions d'abondances au modèle log-normal (ANDREWS et RICHARD, 1980 ; ANDREWS, 1984). Cependant, RYGG (1986) a obtenu des résultats différents dans le cas de pollutions dues à des métaux lourds (voir également LAMBSHEAD et PLATT, 1984 ; SHAW *et al.*, 1983). Aussi, ce sujet reste-t-il actuellement en discussion.

Dans les estuaires de la Manche où nous avons testé l'utilisation de ces modèles, nous avons constaté l'absence fréquente de tout ajustement des distribution d'abondances à un modèle classique, sauf dans quelques cas où nous avons trouvé un ajustement au modèle log-linéaire. Paradoxalement, l'arrivée d'hydrocarbures dans l'estuaire de la Penzé a entraîné un meilleur ajustement, après rééquilibrage des abondances des différentes populations. La comparaison des pentes de droites des modèles obtenus en estuaire non pollué ne semble pas déboucher sur une interprétation claire des phénomènes, et n'apporte en tout rien de plus que l'analyse des variations des indices de diversité. Bien que controversée, cette approche reste, à notre avis, un axe à ne pas négliger même si les modèles classiques n'apportent pas de résultat actuellement concluant en estuaire. Peut-être l'emploi de modèles de type Zipf, Pareto, Mandelbrot (voir CUSSET, 1987) pourrait-il être plus intéressant.

A côté de ces méthodes basées sur l'approche biocénotique, ou s'appuyant sur l'outil statistique et mathématique, l'emploi d'espèces indicatrices de perturbation et d'indices de qualité écologique constitue une technique importante de diagnostic en estuaire comme dans les autres milieux. A ce propos, les espèces estuariennes peuvent être considérées de diverses manières comme « indicateurs » dans un environnement aussi variable qui peut provoquer chez l'espèce la même réponse qu'un facteur anthropique comme la pollution : i) de conditions de l'environnement (salinité par exemple) ; ii) de la charge en contaminants ; iii) de l'état de pollution. Cependant, diverses précautions sont à prendre pour interpréter les résultats de telles études. Par exemple, l'appréciation de l'état de pollution peut révéler des variations importantes selon les espèces choisies et selon les méthodes d'évaluation envisagées (WILSON et ELKAIM, 1992). L'utilisation de divers organismes pour la bio-évaluation des milieux saumâtre et marin, plus précisément la détermination d'indices de pollution, a donné lieu à de nombreuses propositions depuis les travaux de REICH (1959), en Californie et de BELLAN (1967), en France. Elle peut être basée sur un nombre limité de taxons supra-spécifiques et d'espèces animales ou végétales ; telle est la proposition, assez controversée, du rapport Nématodes/Copépodes (RAFFAELLI et MASON, 1981) ; tel est également l'indice de dominance, rapport Polychètes « sentinelles de pollution » / Polychètes « d'eau pure » (BELLAN, 1980 et 1984), indice qui donne des résultats intéressants sur le degré de perturbation en substrats durs, marins.

La recherche d'indices plus élaborés a été une préoccupation majeure pour divers chercheurs, qui se sont appuyés sur le classement des espèces en groupes écologiques homogènes en ce qui concerne leur sensibilité - ou, réciproquement, leur tolérance- à une surcharge en matière organique. On trouvera des exemples de telles démarches avec les travaux de PEARSON et ROSENBERG (1978) ou encore de GLEMAREC *et al.* (1981) en ce qui concerne le milieu marin, et avec les travaux de LEPPAKOWSKI (1975, 1977) et de MCLUSKY (1982) pour le milieu estuarien. D'autres propositions ont été faites, dans le même esprit, telle la courbe des « Rank Species Abundance » (RSA) appliquée aux estuaires par SHAW *et al.* (1986) ou « l'Abundance-Biomass-Comparison » (ABC) appliquée aux communautés marines benthiques subtidales (WARWICK, 1986) et intertidales (WARWICK *et al.*, 1987). RHOADS et GERMANO (1986) ont pour leur part proposé un indice qui combine des informations sur des paramètres chimiques du substrat, mesurés à diverses profondeurs, et sur des caractéristiques biologiques et écologiques qualitatives des espèces présentes.

Toutes ces recherches témoignent d'un intérêt toujours croissant pour ce type de méthode. Toutefois, comme le remarque BLANDIN (1986), dans la majorité des cas, les propositions faites encourent le reproche d'un trop grand

empirisme, car on connaît mal, sinon pas du tout, les liens de causalité entre les facteurs de perturbation et les changements structuraux plus ou moins bien synthétisés par les divers types d'indices.

Dans les estuaires, aux caractéristiques généralement plus complexes que les écosystèmes marins benthiques, l'utilisation des groupes écologiques définis seulement d'après leur sensibilité à la pollution organique n'est pas toujours suffisante pour révéler et interpréter les variations de la qualité de l'environnement. Cela tient à plusieurs causes. Il y a déjà, naturellement, d'importantes quantités de matière organique. De plus, le système est soumis à l'action de nombreux facteurs perturbants différents, parmi lesquels des pollutions très diverses. Il s'y trouve des espèces « robustes » adaptées à un environnement naturellement variable, difficilement remplaçables par d'autres, après perturbation (BAGGE, 1969). Enfin, il ne faut pas oublier que dans les estuaires à marnage moyen et important, l'hydrodynamisme complique l'interprétation des variations observées dans les structures des peuplements, de sorte que des techniques applicables dans des systèmes à hydrodynamisme faible sont ici moins opérants.

C'est pourquoi il nous a paru préférable d'utiliser un indice prenant en compte la structure globale de l'écocomplexe estuarien, dans une perspective comparable à celle de LEPPAKOWSKI (1975), qui a proposé un « Benthic Pollution Index » (BPI), ou celle de BASCOM (1982), qui a conçu un « Infauna Trophic Index » (ITI). Nous avons choisi l'indice IQB de JEFFREY *et al.* (1985), qui s'appuie sur un zonage très simple du complexe estuarien. WILSON et JEFFREY (1987) ont montré que cet indice, de calcul facile, sans qu'il soit nécessaire d'établir une cartographie détaillée, donne des informations voisines du BPI de LEPPAKOWSKI.

Cependant, ni les causes ni les origines de perturbations ne sont révélées avec l'emploi de l'IQB ; ainsi, la zone « azoïque » peut être différente en terme de qualité biologique, selon qu'il s'agir de vasières polluées, de chenaux perturbés par la présence d'un bouchon vaseux et remaniés par les courants, ou de bancs de sable dunaires propres en milieu ouvert à fort hydrodynamisme. L'emploi du seul IQB ne serait donc pas toujours suffisant ; son caractère synthétique, donc « réducteur », pourrait être encore plus discutable pour des estuaires de grande dimension et de forte hétérogénéité. Aussi, l'a-t-on associé au second indice de qualité écologique, l'indice de charge polluante (ICP), évalué à partir des principales substances polluantes présentes dans le sédiment. Il n'est donc pas un indice biologique mais il fournit une indication quantitative sérieuse permettant de préciser l'interprétation donnée par l'IQB. Cet indice, plus lourd d'emploi, donne des résultats prometteurs (voir WILSON et JEFFREY, 1987). En outre, bien que nos travaux ne l'ait pas intégré, le « Sediment Quality Triad » (LONG et CHAPMAN, 1985) fournit une troisième valeur basée sur l'estimation de la toxicité du sédiment vis-à-vis des organismes benthiques, ce qui fournit une appréciation encore plus fine de l'action polluante.

Ainsi, ces indices qui ne dépendent pas du nombre précis des espèces ou de leurs paramètres, peuvent apporter des informations complémentaires ou être employés comme éléments de base pour une appréciation globale de la qualité de l'estuaire.

A l'échelle des populations, il faut admettre qu'il est difficile de trouver des espèces dont les variations apportent des informations pertinentes à l'échelle de l'estuaire et qui soient imputables avec certitude à un facteur perturbant précis. C'est pourquoi il nous a paru indispensable de sélectionner un certain nombre d'espèces, les unes aux réponses rapides, les autres aux réponses lentes. D'une certaine façon, nous rejoignons là les vues d'autres chercheurs (GRAY, 1979 ; ELLIOTT et MCLUSKY, 1985), qui suggèrent de prendre en considération les espèces à populations stables, appelées encore par certains auteurs espèces à stratégie de type K, dont *Macoma balthica* est un bon exemple (stratégie densité-dépendante ?). Cependant, il n'est pas toujours aisé, en estuaire, de trouver des espèces de cette catégorie. En effet, dans ce type de système écologique contrôlé surtout par des facteurs physiques, les espèces les plus fréquentes sont des opportunistes dits à « stratégie de type r » (SANDERS, 1968 ; PEARSON et ROSENBERG, 1978 ; GRAY, 1979).

Dans toute la mesure du possible, les espèces retenues doivent être suivies, dans le cadre d'une approche globale des systèmes populations-environnement (BERRYMAN, 1981), en cherchant à mettre en relation leurs modifications démographiques et biologiques avec les changements repérables de l'environnement estuarien ; c'est alors que l'on peut dépasser une simple démarche de surveillance pour aborder l'analyse des processus et éclairer les décisions d'aménagement. L'approche pluriméthodologique et progressive pour l'évaluation et le suivi de la qualité biologique basée sur le macrozoobenthos, laisse alors la place à d'autres méthodes, in situ ou expérimentales, pouvant aborder également d'autres niveaux d'organisation.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient Madame MAHET pour la dactylographie du manuscrit. Ils tiennent également à remercier Monsieur BLANDIN, Professeur au Muséum National d'Histoire Naturelle pour ses suggestions et ses conseils pertinents.

BIBLIOGRAPHIE

AMANIEU M., FERRARIS J.& GUELORGUET O., 1980 – Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *In* BARBAULT, R., BLANDIN, P. & MEYER, J.A.

(eds.) : *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris : 255-277.

AMANIEU, M., GONZALES, J.L.& GUELORGUET O., 1981.– Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondance. *Oecol. Gener.*, 2(3) : 265-267.

ANDREWS, M.J., 1984.– Thames estuary : pollution and recovery *In* SHECHAN, P.J., MILLER, D.R., BUTHER, G.C. & BOURDEAU, P. (eds.) : *Effects of pollution at the Ecosystem Level*. Scape 22, John Miley and Sons, Chichester : 195-227.

ANDREWS, M.J.& RICHARD D., 1980.– Relation of the inner Thames estuary. *Mar. Pollut. Bull.*, 11 : 327-331

BAGGE, P., 1969.– Effects of pollution on estuarine ecosystems. *Meremtut Julk:Hvsforsk. Sker*, 228 : 3-118.

BASCOM, W., 1982.– The effects of waste disposal on the coastal waters of southern California. *Environmental Science Technology*, 16(4) : 226-236A.

BELLAN, G., 1967a.– Pollution et peuplements benthiques sur substrats meubles dans la région de Marseille. Première partie.– Le secteur de Cortiou. *Rev. Intern. Oceanogr Med.*, 6-7 : 53-87.

BELLAN, G., 1967b.– Pollution et peuplements benthiques sur substrats meubles dans la région de Marseille. Deuxième partie.– L'ensemble portuaire marseillais. *Rev. Intern Oceanogr Med.*, 8 : 51-95.

BELLAN, G., 1980.– Annélides Polychètes des substrats solides de trois milieux pollués des côtes de Provence (France) : Cortiou, Golfe de Fos, vieux port de Marseille. *Tethys*, 9(3) : 260-278.

BELLAN, G., 1984.– Indicateurs biologiques et indices biologiques dans le domaine marin. *Bull Ecol.*, 15(1) : 13-20.

BERRYMAN A. A., 1981 *Population systems. A general introduction*. Plenum Press New York : 222p.

BEUKEMA, J. J., 1982.– Annual variation in reproductive success and biomass of the major macrobenthic species living in a tidal flat area of the Wadden sea. *Neth. J. Sea Res.*, 16 : 37-45.

BLANDIN, P., 1980.– Evolution des écosystèmes et stratégies coenotiques. *In* : BARBAULT, R., BLANDIN, P. & MEYER, J. M., (eds) : *Recherches d'écologie théorique.– Les stratégies adaptatives*, Maloine, Paris : 221-235.

BLANDIN, P., 1986.– Bioindicateurs et diagnostic des systèmes écologiques. *Bull. Ecol.*, 17(4) : 215-307.

BLANDIN, P., BARBAULT, R. & LECORDIER C., 1976.– Réflexion sur la notion d'écosystèmes : le concept de stratégie coenotique *Bull. Ecol.*, 7 : 391-410.

BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1988.– Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bull Ecol.*, 19(4) : 547-555.

CREMA, R. & BONVICINI PAGLIAI, A. M., 1980.– The relationship between benthic community structure and pollution abatement in the golf Follonica (Tuscany). *Mem. Biol Mar Ocean*, 10 : 159-162

CUSSET, G., 1987.– Sur une simulation temporelle d'une phytocenose. *In* : « *Modélisation de systèmes* ». Kretzsckmar (ed.) Presses du C.N.R.S

DAGET, J., 1976.– *Les modèles mathématiques en écologie*. 1 vol Masson ed. Paris : 172p.

DESPREZ, M., 1981.– *Etude du macrozoobenthos intertidal de l'estuaire de la Seine*. These de 3ème cycle, Université de Rouen : 186p.

DESPREZ, M., DUCROTOY, J.P. & ELKAIM, B., 1987.– Crise de la production des coques (*Cerastoderma edule*) en Baie de Somme : II Synthèse des connaissances biologiques. *Rev. Inst de Pêch. Mar.*

DESPREZ, M., DUCROTOY, J.P. & SYLVAND, B., 1986.– Fluctuations naturelles et évolution artificielle des biocoenoses macrozoobentiques intertidales de trois estuaires des côtes françaises de la Manche. *Hydrobio.*, 142 : 249-270.

DESPREZ, M. & DUPONT, J.P., 1986.– Impact biosédimentaire d'aménagements portuaires en Baie de Seine. *In* : « La Baie de Seine (GRECO MANCHE) ». Colloque national C.N.R.S. Université de Caen, 24-26 avril 1985 ; IFREMER. *Actes du Colloque* n°4 : 449-457

DUCROTOY J.P., DESPREZ M., 1986.– Evolution spatio-temporelle des populations estuariennes de bivalves liée à perturbations naturelles ou artificielles. *Halotis*, 15 : 283-299

DUCROTOY, J.P., ELKAIM, B., LAFITE, R. & DUPONT, J.P., 1986.– Essai d'application des notions de confinement au milieu paralique de la Baie de Somme. *J. Rech. Oceano.*, 11 (3) : 88-89.

DUCROTOY, J.P., DESPREZ, M., ELKAIM, B. & SYLVAND, B., 1987.– Estuarine sampling methods of macrobenthos fauna : Application to the English Channel Coast of North-Western France. *In : EBSA Handbook of Physical and Biological methods in estuarine studies*.– Plenum press, Olsen and Olsen (eds.) : 41-52.

DUPONT, J.P., 1981.– *Relation entre blos et phénomènes sédimentaires intertidaux, le modèle de la Baie de Somme*. Thèse de 3ème cycle, Université de Rouen : 310p.

ELKAIM, B., 1972.– Contribution à l'étude écologique d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg (1ère partie) *Bull. Soc. Sci. Nat. et Phys. du Maroc*, 52(1-2) : 132-339 + 35 Fig., 6 pl. h.t.

ELKAIM, B., 1981.– Effets de la marée noire de l'Amoco cadiz sur le peuplement subtidal de l'estuaire de la Penzé. *Publ. Sci Tech. C.N.E.X.O.*.– *Actes du Colloque Internanonal C.N.E.X.O, Brest 19-22 novembre 1979*, 527-539

ELKAIM, B., IBANEZ, F. & PRONIEWSKI, F., 1982.– Le benthos subtidal de la Seine ; analyse statistique des peuplements. *J Exp Mar Biol. Ecol.*, 64 : 231-252.

ELLIOT, M. & Mc LUSKY, D.S., 1985.– Invertebrate production ecology in relation to estuarine quality management. *In* : WILSON J.G. & HALCROW W. (eds) : *Estuarine Management and quality Assessment*. Plenum Press, N.Y., London : 85-103.

FRONTIER, S., 1976.– Utilisation des diagrammes rang fréquence dans l'analyse des écosystèmes.*J. Rech. Océanogr.*, 1(3) : 35-48.

GLEMAREC, M., HILY, C., HUSSENAT, E., LE GALL, C. & LE MOAL, Y., 1981.– Recherches sur les indicateurs biologiques en milieu sédumentaire marin. *In Ecologie appliquée : indicateurs biologiques et techniques d'études*, journées d'études Grenoble 13-14 novembre 1980, Association française des Ingénieurs Ecologues. Mainvilliers : 118-140.

GOULD, S. J., 1981.– *The Mismeasure of Man*. W. W. Norton & Company, N.Y. : 352 p.

GRAY, J.S., 1976.– The fauna of the polluted River Tees estuary. *Est. Coast. Mar SC.*, 4 : 653-676.

GRAY, J.S., 1979.– Pollution-induced changes in populations. *Philosophical Transactions of Royal Society, London* B 286 : 545-561

GRAY, J.S., 1981.– Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Mar Pollut. Bull.*, 12(5) · 173-176.

GRAY, J.S & MIRZA, F.B., 1979.– A possible method for the detection of pollution induced disturbance on marine benthic communities. *Mar. Pollut. Bull.*, 10 : 142-146.

GRAY, J.S. & PEARSON, T.H., 1982.– Objective selection of sensitive species indicative of pollution induced change in benthic communities. I. Comparative methodology. *Mar. Ecol. (Prog ser)*, 9(2) : 111-119

GUELORGUET, O. & PERTHUISOT, J.P., 1984.– Indicateurs biologiques et diagnostic écologique dans le domaine paralique. *Bull. Ecol.*, 15(1) : 67-76

JEFFREY, D.W., WILSON, J.G., HARRIS, C.R. & TOMLINSON, D L., 1985.– The application of two simple indices to Irish estuary pollution statns. *In* : WILSON, J.,G. & HALCROW, W., (eds.) : *Estuarine Management and quality Assessment*, Plenum Press, N.Y, London : 147-161.

LABOURG, A., 1980.– Structure et évolution de la macrofaune in-

vertébrée des écosystèmes lagunaires aménagés du Bassin d'Arcachon. Application du complexe de stratégie coenotique. *In* : BARBAULT, R., BLANDIN, P. & MEYER, J. M , (eds) : *Recherches d'écologie théorique.– Les stratégies adaptatives*, Maloine, Paris : 221-235.

LAMBSHEAD, P.J.D. & PLATT, H.M., 1984.– Structural patterns of marine benthic assemblages and their relationship with empirical statistical models. *GIBBS P.E. (ed). Proceeding of the nineteenth european marine biology symposium* ; Plymouth, Devon, sept. 16-21 1984, VIII, 541p.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1979a.– *Ecologie numérique · La structure des données écologiques* (1) Masson (éd.), Paris : 274p.

LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P., 1979b.– *Ecologie numérique.– Le traitement multiple des données écologiques* (2) Masson (éd), Paris : 195p.

LEPPAKOWSKI, E., 1975.– Assessment of degree of pollution on the basis of macrozoobenthos in marine and backish-water environments. *Acta. Acad. Aboensis*, B, 35(2) : 1-96.

LEPPAKOWSKI, E., 1977.– Monitoring the benthic environment of organically polluted river mouths. *In* · ALABASTER J.S. (ed.), *Biological monitoring of inland fisheries* : 125-132. Barking Applied Science publishers.

LONG, E.R. & CHAPMAN, P.M., 1985.– A sediment quality triad : measures of sediment contamination, toxicity and infaunal community composition in Puget Sound. *Mar. Pollut. Bull.*, 16 405-416.

McCALL, P.L. & TEVESZ, M J.S., 1983.– Soft-bottom succession and the fossil record. *In* : M.J.S. TEVESZ and P.L. Mc CALL (eds) : *Biotic interactions on Recent and Fossil Benthic Communities*. Plenum Press, N.Y., London : 157-194.

McLUSKY, D.S., 1982.– The impact of petrochemical effluents on the fauna of a intertidal estuarine mudflat. *Estuarine and Coastal Shelf Science*, 14(5) : 489-499.

NEF, L., 1981.– Problèmes concernant les critères de l'évaluation biologique de l'environnement. *In* : GEHU J.M. & PELT J.M. (eds.) : *L'évaluation biologique du territoire par la méthode des indices biocoenotiques*. Institut Europeen d'Ecologie, Metz : 1-6.

PATRICK, R., 1973 – Use of algae, especially Diatoms, in the assessment of water quality. *In* : « CAIRNS J. jr. & DICKSON K.L. (eds) : *Biological methods for the assessment of water quality* American Society for Testing and Materials, STP 528, Philadelphie : 76-95.

PEARSON, T.H. & ROSENBERG, R., 1978.– Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev*, 16 : 229-311.

PEET, R.K., 1974.– The measurement of species diversity *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5 : 285-307.

PIELOU, E.C., 1966.– Shannon's formula as a peasure of specific diversity : its use. *Am. Natur*, 100(3) : 463-465.

PRESTON, F.W., 1948.– The commonness and rarity of species *Ecology*, 29 : 254-283.

PRESTON, F.W., 1980.– Noncanonical distributions of commonness and rarity. *Ecology*, 61 : 88-97.

RAFFAELLI, D. & MASON, C.F., 1981.– Pollution monitoring with meiofauna, using the Ratio of Nematodes to Copepods. *Mar Pollut. Bull.*, 12(5) : 158-163.

RAMADE, E., COSSON, R., ECHAUBARD, M., LE BRAS, S., MORETEAU, J C. & THIBAULD, E., 1984.– Détection de la pollution des eaux en milieu agricole. *Bull. Ecol.*, 15(1) : 21-37.

REISH, D.J , 1959.– An ecological study of pollution in Los Angeles Long Beach Harbors, California. *Allan Hancock Found. Publ.*, occ. papers, n°22, 117p.

RHOADS, D.C. & GERMANO, J D., 1986 – Interpreting long-term changes in benthic community structure : a new protocol. *Hydrobiol.*, 142 : 291-308

RYGG, B., 1986.– Heavy-metal pollution and log-normal distribution of individuals among species in benthic communities. *Mar. Pollut Bull*, 17 : 31-36.

SANDERS, H.L., 1968.– Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Nat.*, 102 : 243-282.

SHANNON, C.E., WEAVER, W.W., 1963.– *The Mathematical Theory of communications*, University of Illinois Press, Urbana, Illinois

SHAW, K M., LAMBSHEAD, P.J.D. & PLATT, H.M., 1983.– Detection of pollution indice disturbance in marine benthic assemblages with special references to Nematodes. *Mar Ecol Prog Ser.*, 11 : 195-202.

SMITH, J.C., CURTIS, D.J., GIBSON, I. & WILKINSON M , 1974.– Intertidal organisms of an industrialised estuary. *Mar Pollut. Bull.*, 5 : 188-191.

SYLVAND, B., 1986.– La Baie des Veys (Baie de Seine.– Manche centrale) : évolution récente et incidence des aménagements. *Colloque Bordmer 1985 ARDEMA Bordeaux edit.* : 11-27.

SYLVAND, B., ELKAIM, B , DESPREZ, M , DUCROTOY, J.P., LAFITE, R. & DUPONT, J.P., 1987 – Appréciation de la qualité biologique et de la dynamique d'estuaire macrotidal. Exemples d'applications. *In* : *« Gestion des Systèmes Ecologiques »*. Bordeaux 14-16 mai 1987. Association française des Ingénieurs Ecologues (AFIE) : 127-141.

THIOULOUZE, J. & CHESSEL, D., 1987.– Les analyses multitableaux en écologie factorielle. I. De la typologie d'état à la typologie fonctionnelle par l'analyse triadique. *Oecol. Gener*, 4 : 463-481

THORSON, G. 1957.– Bottom Communities (Sublittoral or Shallow-Shelf. *In* Treatrise on marine ecology and paleoecology *Geol Soc America Mem.*, 67(1) : 461-534.

TOMLINSON, D.L., WILSON, J.G., HARRIS, C.R. & JEFFREY, D.W., 1980.– *In* the assessment of heavy metal levels in estuaries and the formation of a pollution index. *Helgo Meerresu.*, 33 : 566-575

WARWICK, R.M., 1986.– A new method for detecting pollution effects on marine macrobenthic communities. *Mar. Biol* , 92 : 557-562.

WARWICK, R.M., PEARSON, T.H. & RUSWAHYUNI , 1987.– Detection of pollution effects on marine macrobenthos : further evaluation of the species abundance/biomass method. *Mar Biol.*, 95 : 193-200

WHARFE, J.R , 1977.– An ecological survey of the benthic invertebrate macrofauna of the lower Medway estuary, Kent. *J. Anim Ecol.*, 46 : 93-113.

WILSON, J.G., 1983. - The uptake and accumulation of Ni by *Cerastoderma edule* and its effects on mortality, body condition and respiration rate. *Mar. Environ. Res.*, 8 : 129-148.

WILSON, J.G., 1988.– *The biology of estuarine management*. Croom Helm Ltd (ed.), London : 204p.

WILSON, G.J., DUCROTOY, J.P., DESPREZ, M. & ELKAIM, B., 1987.– Application d'indices de qualité écologique des estuaires en Manche centrale et orientale. Comparaison de la Seine et de la Somme. *Vie et Milieu*, 37(1) : 1-11.

WILSON, J G. & ELKAIM, B., 1990.– A comparison of the pollution of 12 Irish and French estuaries. *« Spatial and temporal comparisons ; Estuaries and Coasts* (Caen 1989) », Olsen and Olsen Publishers and Printers : 317-323

WILSON, J.G. & ELKAIM, B., 1992.– Estuarine Bioindicators *Acta Oeco.*, 13(3) : 345-358

WILSON, J G. & JEFFREY, D.W., 1987.– Europe-wide indices for monitoring estuarine quality in D.H.S., Richardson (ed). *Biological Indicators of Pollution* Royal Irish Academy, Dublin : 225-242.

ZENETOS, A. 1991.– Re-evaluation of numerical classification methods for delimiting biofacies and biotopes in an estuarine environment. *Lethaia*, 24 : 13-26

TRIBUNE

L'ÉCOLOGIE DÉNATURÉE ? UN GLOBALISME SUPERFICIEL FAIT OUBLIER LA NÉCESSITÉ DE VÉRITABLES RECHERCHES NATURALISTES

Guy VANNIER

Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale, URA 689 du CNRS, 4, avenue du Petit Château, 91800 - Brunoy

Sous l'impulsion du Programme Biologique International (PBI) voici plus de deux décennies, les premières études écologiques intégrées ont conduit les écologistes à dresser de nombreux inventaires floristiques, faunistiques, dans les milieux les plus divers de la planète (milieux terrestres, marins, eaux douces et saumâtres), à coordonner les moyens d'investigation (protocoles d'échantillonnage, unités de mesures, traitements statistiques des données) et à dresser les premiers bilans énergétiques des écosystèmes à partir des estimations de la production primaire et des productivités secondaires. Ces études dites écosystématiques n'ont pu couvrir tout l'éventail des réseaux trophiques dans chaque milieu prospecté. Avec des moyens humains et techniques limités on est allé au plus pressé en ne s'intéressant le plus souvent qu'au spectaculaire, apparemment le plus démonstratif, et négligeant ainsi le plus fondamental comme la microbiologie, véritable dénominateur commun à tous les niveaux trophiques de l'écosystème. Si bien que les bilans énergétiques ont pour la plupart été estimés par défaut, parfois par excès quand on a considéré chaque groupe trophique sous un angle global, éludant la diversité spécifique, les crises physiologiques, les comportements, c'est-à-dire tous les rouages subtils des mécanismes se développant dans chaque écosystème. En simplifiant à l'excès, on a souvent gommé l'hétérogénéité qui caractérise fondamentalement les systèmes naturels, les populations, et les organismes vivants eux mêmes.

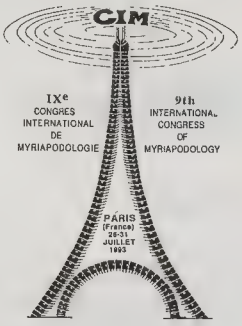
Le moment est venu de prendre conscience qu'il est encore illusoire de vouloir maîtriser le fonctionnement des systèmes naturels à cette grande échelle que représente l'écosystème dans son entier. Il est sans nul doute nécessaire de revenir à des conceptions plus modestes de la recherche écologique, en limitant notre champ d'investigation au niveau des individus et des populations, donner en quelque sorte la priorité à des programmes moins vastes spatialement mais cependant ambitieux comme la définition ou la redéfinition des niches écologiques végétales, animales et microbiennes.

Aux yeux du public, il faut quelque peu estomper cette image de l'écologiste fondamentaliste ayant pour mission immédiate de gérer les espaces naturels comme l'agronome gère le champ cultivé. Il s'agit certes d'un projet à long terme, mais encore impossible à réaliser scientifiquement dans l'immédiat.

L'écologiste scientifique ne doit pas non plus rester un esprit pur détaché des contingences socio-économiques du monde qui l'entoure, il doit se fixer des buts d'intérêt et d'utilité publics à plus ou moins long terme. Lorsqu'il investit un milieu naturel, l'écologiste scientifique qui observe le rôle et la place des espèces à l'intérieur d'une ou plusieurs communautés d'organismes devrait être capable de désigner de nouvelles espèces végétales, animales et microbiennes destinées à être « domestiquées » pour être ensuite introduites dans les circuits socio-économiques (par exemple alimentation de substitution dans les pays tropicaux avec des espèces animales ou végétales autochtones, couples microarthropodes-microflore dans le recyclage des matières biodégradables, espèces indicatrices de l'évolution d'un système organique, nouvelles espèces prédatrices dans les luttes biologiques, microorganismes producteurs d'enzyme…). Grâce à ses approches scientifiques, l'écologiste a les moyens de découvrir des espèces eucaryotes à hautes performances biologiques susceptibles d'entrer dans le patrimoine domestique, comme ont su récemment le faire les spécialistes du génie microbiologique.

La réussite de telles missions ne pourra se réaliser totalement si l'enseignement de l'écologie, sous prétexte de modernité, continue à s'ingénier à renier les disciplines scientifiques de base qui pourtant l'ont fait naître : la botanique et la zoologie. La connaissance des unicellulaires ou des pluricellulaires dans le règne végétal ou animal ne peut être pleinement perçue à travers seulement les cours prodigués en génétique, en biologie cellulaire ou moléculaire, en écophysiologie ou en bioénergétique ; elle doit faire l'objet d'un enseignement restitué de la botanique et de la zoologie au niveau le plus haut où nos grands maîtres les avaient hissées, tels les professeurs ABELOOS (Marseille), ECHEVIN (Nancy), EMBERGER (Montpellier), GAUSSIN (Toulouse), GRASSE (Paris), REMY (Nancy), TEISSIER (Paris), VANDEL (Toulouse), VIVIEN (Strasbourg)… dont les cours magistraux étaient des chefs-d'œuvre pédagogiques de l'enseignement supérieur et qui ont enthousiasmé des générations d'étudiants en leur communiquant en plus d'un savoir académique, une vision claire et organisée du monde vivant qu'il est difficile d'acquérir aujourd'hui par une recherche livresque personnelle.

BIBL DU MUSEUM PARIS



9ème CONGRÈS INTERNATIONAL DE MYRIAPODOLOGIE

9th INTERNATIONAL CONGRESS of MYRIAPODOLOGY

PARIS, 1993 : 26-31 juillet 1993

sous les auspices du

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

et de

l'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE, PARIS VI

Conformément à la décision prise en session plénière du Centre International de Myriapodologie à Innsbruck (Autriche) en juillet 1990, le *9ème Congrès International de Myriapodologie* est organisé à Paris (France) en 1993. Ce congrès se déroule du 26 au 31 juillet 1993 au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et à l'Université Pierre et Marie Curie.

■ **Contacts :**

J.J. GEOFFROY (1), J.P. **MAURIES** (2) and M. **NGUYEN DUY - JACQUEMIN** (2)
(1) MNHN, Ecologie Générale - 4, avenue du Petit Château, F-91800 Brunoy (France) 60.46.48.51
(2) MNHN, Zoologie-Arthropodes 61, rue Buffon, F-75231 Paris Cedex (France) 40.79 35.84 ou 82

■ **Pour tout renseignement : Secrétariat**

9th International Congress of Myriapodology.
Muséum National d'Histoire Naturelle,
Zoologie-Arthropodes
61, rue Buffon F-75231 Paris Cedex 05

RÉSUMÉS DE THÈSES

Abdul Motalibe Mohammad ABDUL RIDA.– ***Biosurveillance de la contamination du sol : apport de l'étude des lombriciens à l'évaluation des risques liés aux éléments traces.*** **Thèse de Doctorat de l'Université Montpellier II (Sciences et Techniques du Languedoc), soutenue le 2 juillet 1992. Jury : M. Y. ESCOUFIER, Président ; M. C. JUSTE & M. F. RAMADE, rapporteurs ; M. M.B. BOUCHE & M. J.-Y. GAL, examinateurs, 234 pp., 53 fig., 56 tab., 5 Ann., 322 réf. Mots-clés : écotoxicologie, biosurveillance, environnement, élément trace, lombricien, sol, chaine alimentaire, microcosme.**

Objectifs et contexte du travail – Évaluer le risque écotoxicologique, c'est être capable de mesurer dans les écosystèmes biophysicochimiques réels les risques encourus par les êtres vivants mis en présence de substances nocives. Cette appréciation du risque porte à la fois sur son constat en tant qu'effet, sur son évaluation et sur la compréhension des mécanismes en cause.

L'étude a été conçue pour apprécier le degré des risques écologiques pouvant résulter de teneurs élevées de cinq éléments traces (Cd, Cu, Ni, Pb et Zn) dans six zones du Sud de la France (figure 1). Ces éléments ont des origines variées : géologique (zones de l'Ardèche et Anduze-Alès) et anthropogénique (Frontignan-Séranne, Montpellier, Le Lez, Anduze-Alès, Narbonne et Ardèche). Ces zones ont fourni 186 points d'étude aux propriétés physico-chimiques de sols très diversifiés.

Dans ce travail, les lombriciens ont été étudiés sous trois aspects :

- en tant que bio-indicateurs physiologiques de la qualité du milieu, en comparant leurs concentrations avec celles des sols obtenues par des méthodes de solubilisation chimique totale et partielle ;
- en tant que bio-indicateurs existentiels (survie ou non) afin de connaître les seuils de la toxicité de certains éléments traces vis-à-vis des lombriciens *in situ* ;
- comme chaînon dans certaines chaînes alimentaires assurant le transfert des éléments traces et représentant un risque pour leurs prédateurs

Méthodologie.– Le choix des points d'étude a été effectué pour couvrir non pas de façon homogène une surface cartographique, mais plutôt pour prendre en compte des situations écotoxicologiques supposées diversifiées : zones réputées contaminées près d'usines, en ville ou près d'exploitations minières, zones supposées non contaminées dans des secteurs moins marqués par l'activité humaine, tout cela dans des sols à caractéristiques pédologiques et surtout physico-chimiques variées. Il s'agit d'avoir un échantillon où les relations sol - éléments traces - bioaccumulation soient suffisamment diversifiées pour décrire des situations environnementales ayant une valeur générale. La démarche ponctuelle a été pratiquée pour associer spatio-temporellement le maximum d'information liées. Elle consiste, dans notre travail, à prélever les lombriciens et le sol qui se trouve dans un seul point d'étude sans faire la moyenne de plusieurs points ou prélevats, afin de bien conserver l'information des deux compartiments échangeant les éléments.

Nous avons pratiqué sur les sols les analyses suivantes : granulométrie (argile, limon fin, limon grossier, sable fin et sable grossier), carbone organique, azote, capacité d'échange cationique et cations échangeables (Ca^{2+}, Mg^{2+}, Na^{+} et K^{+}), pH dans l'eau et dans une solution normale de KCl et teneurs totale et partielle en Cd, Cu, Ni, Pb, Zn, Ca, Fe et Mn.

Chaque lombricien a été déterminé pour connaître son taxon, son stade de développement, son état et enfin sa catégorie écologique, puis soumis à des mesures : masse fraîche totale, masse fraîche disséquée, masse sèche disséquée et masse de l'endentère. Les lombriciens sont minéralisés par HNO_3 pour connaître leurs teneurs en éléments traces totaux

Pour comprendre certains mécanismes relatifs au rôle des lombriciens sur la biodisponibilité des éléments traces pour la végétation, nous avons mis en œuvre une méthodologie complémentaire en créant des relations artificielles sols - lombriciens - plantes en microcosmes avec des sols contaminés ou non. Pour cela, cinq niveaux différents de contamination ont été reconstitués (0 % , 25 % , 50 % , 75 % et 100 % de sol contaminé) et deux séries d'expériences ont été conduites avec et sans lombriciens de l'espèce *Lumbricus terrestris* : une série sans plantes et une autre avec du ray-grass (respectivement pendant 48 et 84 jours)

En respectant la démarche écologique, l'interprétation va du générale au particulier. Cela nous a conduit à privilégier les méthodes descriptives multivariées portant sur l'ensemble des données de terrain. Après cette observation d'ordre général, nous avons, si nécessaire, effectuer des focalisations sur des données plus spécifiques.

Résultats : Etudes écotoxicologiques.– Nous avons montré que l'étude des éléments traces des sols mesurés par des extractions chimiques partielles (acide acétique et DTPA) n'était pas écotoxicologiquement bien justifiée, l'information acquise étant moins bien corrélée avec les compartiments biologiques que l'analyse totale des sols. Les teneurs partielles sont des mesures adoptées par les agronomes pour détecter une carence avant que les plantes soient dans le système sol. Ces mesures sont donc prédictives. Par contre, en écotoxicologie, on observe l'élément en présence de l'organisme ; il ne s'agit pas de prévoir, mais de connaître les effets biologiques de l'élément. De même, les analyses de sols sont trop dépendantes des

Fig. 1.– Vue générale des zones étudiées.

propriétés des sols, des modalités analytiques (réactifs utilisés et leurs concentrations, mode opératoire…) et des éléments traces étudiés, pour permettre d'en tirer des modèles prédictifs. Toutefois, l'analyse totale des sols a été le moins mauvais indicateur indirect de l'éco-évaluation des risques que peuvent encourir les compartiments biologiques dans la mesure où elle indique « globalement » que plus un sol est riche en un élément, plus celui-ci peut être concentré dans les organismes.

Nous avons également montré que le compartiment lombricien peut être utilisé comme compartiment biologique de référence, à des fins de comparaisons spatio-temporelles généralisées des milieux terrestres contaminés. Toutefois, selon leur catégorie écologique (leur mode de vie et de fonctionnement dans les écosystèmes), les espèces lombriciennes ont des significations différenciées vis-à-vis du niveau de contamination. Les *Scherotheca spp.* sont beaucoup plus sensibles aux éléments traces que les endogés, *Lumbricus terrestris* ou *Nicodrilus spp.* En outre, la teneur biologique en éléments varie : elle est maximale chez *Lumbricus terrestris* en Mn, chez *Nicodrilus spp.* en Zn, Pb et Ni et chez les endogés en Cd, Cu, Fe et Ca. L'étude des rapports d'accumulation (teneur des lombriciens / teneur des sols) doit être prise et interprétée avec beaucoup de prudence car nous avons constaté une grande variabilité de ces rapports entre chaque zone étudiée du fait des propriétés très variables des sols et de l'effet des catégories écologiques lombriciennes. Enfin les propriétés physico-chimiques des sols ont une faible influence sur la bioconcentration des éléments traces dans les lombriciens.

La biosurveillance de la contamination des milieux par les lombriciens a permis de montrer deux conséquences importantes : une intoxication mortelle généralisée d'un genre lombricien entier et un risque global pour la faune géodrilophage (prédateurs de lombriciens).

Dans l'ensemble des zones étudiées nous avons mis en évidence une éradication d'un genre animal entier (*Scherotheca spp.*) au-dessus de seuils au-delà desquels la charge contaminante des sols est trop élevée (3,3 mg/kg en Cd, 110 en Cu, 35 en Ni, 365 en Pb et 1250 en Zn) Les conséquences de cette éradication sont assurément considérables car il faut noter que ce genre joue un rôle important dans les écosystèmes en décomposant la matière organique, en libérant les éléments nécessaires aux végétaux et aux microorganismes et en assurant un travail physique des sols. Cette observation n'a jamais été faite jusqu'à présent chez les lombriciens à cause, d'une part, de la rareté des travaux de terrain et d'autre part, de la difficulté de réaliser et de confirmer ce type de résultats *in situ*.

Mais la survie des lombriciens contaminés n'est pas moins préoccupante que leur éradication. Sachant l'importance de la première biomasse animale dans l'alimentation de multiples prédateurs, nous avons essayé d'évaluer les risques d'intoxication dans les réseaux trophiques, à partir de données bibliographiques sur les régimes alimentaires. Les transferts de quatre éléments traces (Cd, Cu, Pb et Zn) depuis les lombriciens vers quatre prédateurs (bécasse des bois, mouette rieuse, blaireau et porc) ont été évalués. Puis, nous avons fait la comparaison entre les quantités journalières ingérées par ces quatre prédateurs avec celles maximales admissibles pour l'homme. Nous avons alors constaté que la situation est particulièrement alarmante : entre 10 et jusqu'à 1500 fois la dose journalière admissible est offerte aux géodrilophages étudiés.

Résultats : approche expérimentale.– Les études en microcosme n'ont permis ni d'éliminer ni de confirmer le rôle des lombriciens sur la solubilité des éléments traces. Cela est dû probablement à un pH des sols de microcosmes proche de la neutralité qui n'a pas permis de voir clairement l'effet des lombriciens sur la solubilité des éléments étudiés. La comparaison entre les teneurs des lombriciens et celles du ray-grass en éléments varie en fonction de l'élément considéré, du niveau de contamination et de la partie végétale analysée (aérienne ou racinaire). On note en outre que la présence des *Lumbricus terrestris* a augmenté les masses moyennes des parties aériennes et racinaires du ray-grass dans tous les microcosmes à l'exception des parties racinaires ayant des niveaux 75 % et 100 % de contamination. Globalement, les résultats de l'approche expérimentale en microcosmes n'ont pas réellement permis l'accès aux mécanismes de façon rigoureuse et leur signification à la fois vis-à-vis de ces mécanismes et des écosystèmes réels reste, comme pour une grande partie de la littérature, incertaine.

Conclusion : faisabilité et nécessité de l'écotoxicologie.– Malgré l'importance des travaux mettant en jeu des microcosmes complexes, il semble que l'écotoxicologie doit ou bien se fonder sur sa propre approche dans les écosystèmes réels comme observés, ou bien doit bénéficier de recherches très focalisées expliquant un à un les mécanismes qui seraient susceptibles d'améliorer la connaissance scientifique en ce domaine. Notre travail a été naturellement l'occasion de confronter nos résultats de terrain et de microcosmes avec les données de la littérature. Ces dernières sont obtenues par des démarches écotoxicologiques très diverses et souvent confuses. Pour cela, nous avons été obligés d'effectuer une clarification conceptuelle et méthodologique de ces démarches. Cette clarification jointe à notre apport (résultats et méthodes), aussi modestes soient-ils, montrent la faisabilité d'une démarche rigoureuse et l'urgente nécessité des études écotoxicologiques. La démonstration de la grande sensibilité des *Scherotheca spp.* pose à l'évidence le problème des choix de seuils de tolérance acceptables pour les activités humaines risquant d'induire une destruction de la qualité des sols. Elle montre en tout cas l'absolue nécessité de conduire des démarches écotoxicologiques sur le terrain pour révéler les effets chroniques des contaminations et l'importance des risques que nous prenons actuellement en l'absence de telles études.

Enfin, nous pouvons dire que ce travail a contribué à

- la justification d'une méthodologie de biosurveillance directe des écosystèmes,
- la mise en évidence d'une intoxication généralisée par les éléments traces au niveau des écosystèmes méditerranéens,
- la conceptualisation d'une modalité d'évaluation du risque écotoxicologique dans les chaînes trophiques terrestres,
- une critique des modalités expérimentales.

Isabelle LEGRAND.– ***Végétation lichénique corticole et***

caractéristiques physico-chimiques des écorces : relations avec la symptomatologie du dépérissement des forêts des Alpes du Nord. **225 pages, 111 tableaux, 65 figures, 8 annexes, 112 références bibliographiques. Thèse de Doctorat de l'Université Joseph FOURIER, Grenoble (spécialité Ecologie) soutenue le 13 mars 1991 devant B. SOUCHIER *président*, J. ASTA *directeur*, J.P. GARREC et M.A. LETROUIT *rapporteurs*, K. AMMANN, J.M. LEMARIE et J. PISOT. Travail ayant été récompensé par le « 1° prix du jeune chercheur de la ville de Grenoble 1991 »**

OBJECTIFS

Depuis quelques années, il est fortement question du dépérissement des forêts, aussi bien en France qu'en Europe Occidentale (programme DEFORPA : dépérissement des forêts attribué à la pollution atmosphérique). Constaté dans l'ensemble des massifs montagneux, ce phénomène est en partie attribué à la pollution atmosphérique diffuse (ozone, acidification due aux nitrates), mais d'autres causes interviennent également, telles que les sécheresses répétées de ces dernières années, ainsi que les déséquilibres minéraux enregistrés au niveau du sol. Le premier chapitre de la thèse fait le point sur les connaissances actuelles concernant le dépérissement des forêt).

Par ailleurs, il est largement reconnu que les lichens sont d'excellents bioindicateurs de pollutions atmosphériques telles que le dioxyde de soufre, le fluor, le plomb... (Le deuxième chapitre résume les données bibliographiques sur ce sujet). Il était donc intéressant de chercher si les lichens pouvaient apporter une contribution dans l'étude de cette nouvelle forme de pollution dite diffuse ou à longue distance.

Nous avons abordé les recherches par le biais des relations qui pouvaient exister entre la flore lichénique corticole, les caractéristiques physico-chimiques des écorces (l'écorce représentant l'interface entre l'arbre et le lichen), et le dépérissement des arbres.

METHODES

Sur le terrain

474 sapins et 681 épicéas ont été observés sur 162 placettes forestières de l'étage montagnard (repérées antérieurement par l'Inventaire Forestier National) dans les massifs de Belledonne, Chartreuse et Vercors (Isère, France). Sur chaque placette, différents relevés ont été effectués, concernant : les critères de dépérissement des arbres (dont l'épaisseur des trois derniers cernes, le pourcentage de perte d'aiguilles et le pourcentage de couleur anormale du houppier), le taux de recouvrement de 8 groupes d'espèces lichéniques corticoles (*Hypogymnia physodes*, *Pseudevernia furfuracea*, *Platismatia glauca*, le genre *Usnea*, le genre *Bryoria*, les espèces crustacées, le genre *Lepraria*, choisis pour leur abondance dans le milieu étudié, et *Lobaria pulmonaria*, connu par ailleurs pour sa grande sensibilité au dioxyde de soufre). Enfin, sur la moitié des arbres étudiés, des échantillons d'écorces ont été prélevés pour en mesurer l'acidité et la conductivité en laboratoire.

En laboratoire

Un premier travail a été de mettre au point une méthode répondant à nos objectifs pour mesurer le pH et la conductivité des écorces. Nous avons donc comparé les résultats de deux protocoles (avec ou sans broyage de l'écorce), mais également comparé les différentes parties de l'écorce : partie externe (côté atmosphère) et partie interne (côté cambium). A partir des résultats obtenus, nous avons choisi de conserver la partie externe de l'écorce, sans la broyer. Les échantillons d'écorce sont mis à macérer dans de l'eau distillée pendant 48 heures, puis les mesures sont effectuées (tutrateur à microprocesseur et électrode de contact combinée ; resistivimètre à lecture numérique). L'ensemble des données recueillies a été traité statistiquement (test de MANN et WHITNEY, test du χ^2, et corrélations linéaires).

RÉSULTATS

Caractéristiques physico-chimiques des écorces

Nous nous sommes intéressés à l'influence de la hauteur de prélèvement le long du tronc sur le pH et la conductivité des écorces. Cette étude a porté sur 4 sapins et quatre épicéas. L'analyse des résultats a montré qu'il était plus pertinent de mesurer la hauteur de prélèvement à partir de la cime (plutôt que par la base), car on compare alors des points de même âge, et donc d'épaisseur d'écorce similaire. On observe également un gradient des caractéristiques de l'écorce avec la hauteur : l'épaisseur de l'écorce diminue, tandis que le pH et la conductivité augmentent. Autrement dit, à la base du tronc, l'écorce d'un arbre est plus acide et a une conductivité plus faible qu'au sommet.

Une étude de corrélation a mis en évidence que l'épaisseur de l'écorce joue un rôle plus important sur le pH et la conductivité de la partie externe de l'écorce, que celui de la hauteur. Mais tandis que dans la partie sommitale de l'arbre (houppier) toutes les corrélations sont significatives deux à deux entre ces quatre paramètres, dans la moitié inférieure du tronc, seul le pH est corrélé à la hauteur et à l'épaisseur de l'écorce pour le sapin ; alors que pour l'épicéa, c'est la conductivité qui est corrélée à ces deux facteurs.

Nous avons expliqué cette variation par le fonctionnement différent des rhytidomes de ces deux essences. Chez l'épicéa, l'écorce s'exfolie par écailles, régulièrement et rapidement, ce qui entraîne une écorce peu épaisse, dont la partie externe est influencée par les tissus conducteurs sous-jacents ; tandis que chez le sapin, l'écorce s'exfoliant peu est plus épaisse et donc moins en relation avec les tissus conducteurs, mais accumule les particules atmosphériques durant une plus longue période.

Caractéristiques des écorces en relation avec le dépérissement

Après une analyse des distributions qui montre que sur les 165 sapins et 235 épicéas étudiés, les sapins ont en moyenne une écorce plus épaisse et plus acide que celle des épicéas, nous avons testé les relations entre pH, conductivité et critères de dépérissement des arbres.

Chez le sapin, l'épaisseur des trois derniers cernes est en corrélation avec l'acidité de l'écorce : le pH diminue quand l'épaisseur des cernes diminue, ce qui signifie que l'acidité augmente avec le dépérissement. De plus, les sapins très défoliés et/ou présentant au moins 25 % de couleur anormale du houppier ont une écorce plus acide et une conductivité plus faible.

Pour l'épicéa, les résultats, bien qu'allant dans le même sens, ne sont pas aussi nets.

Dans la mesure où, sur une même placette, les caractéristiques des écorces peuvent être très variables d'un arbre à l'autre, nous ne pensons pas à une intervention directe de la pollution atmosphérique, et nous proposons les hypothèses suivantes : la pollution acidifierait le sol et rendrait difficile l'absorption minérale, entraînant des pertes d'aiguilles et le jaunissement. Cette acidité du sol conduirait à l'élaboration d'écorces plus acides, et l'absorption racinaire perturbée diminuerait la concentration en électrolytes dans les tissus conducteurs et par contrecoup, dans l'écorce.

Analyse de la flore lichénique

Pour cette étude, nous avons comparé la répartition des lichens, espèce par espèce, en fonction des critères de dépérissement définis par classe, et ceci massif par massif. Nous avons utilisé le test du x^2 pour six espèces ou groupes lichéniques, trois critères de dépérissement, sur trois massifs et pour les deux essences.

Sur l'ensemble des données traitées (108 tableaux de contigence), nous obtenons des coefficients statistiques tout juste significatifs, ou alors des contradictions suivant les massifs, les essences ou les critères de dépérissement. Ces résultats nous amènent à conclure que la répartition des espèces lichéniques étudiées n'est pas liée aux critères de dépérissement des arbres.

Quant aux relations entre lichens et acidité des écorces, *Hypogymnia physodes* est significativement plus abondant sur les arbres à écorce plus acide, sapins et épicéas, ce qui confirme son caractère acidophile et son expansion dans un climat de pollution acidifiant.

D'autre part, la présence de *Lobaria pulmonaria* bien développé et même fertile sur certaines placettes très dépérissantes nous invite à penser que le dioxyde de soufre n'est pas l'agent responsable du dépérissement dans la région étudiée.

Une étude conduite parallèlement dans le Jura (sur épicéa uniquement), mais basée cette fois sur des relevés exhaustifs de la végétation lichénique corticole a montré que sur 35 espèces repérées, seules 5 sont sensibles à l'état de santé des arbres : *Cladonia coniocraea, Haematomma elatinum, Hypogymnia bitteriana* et *Parmelia sulcata* semblent plus abondantes sur les épicéas dépérissants, au contraire de *Protoblastenia cinnabarina*, mais les différences sont très faibles.

CONCLUSION

Les résultats obtenus nous amènent à constater que les lichens ne sont pas aussi sensibles à la pollution diffuse qu'il le sont à la pollution chronique de proximité. Par contre, les résultats originaux relevés à partir des écorces prouvent que celles-ci sont d'excellents indicateurs de l'état de dépérissement des arbres.

Catherine REYMONET « Qui a peur de la Pyrale du Tournesol ? » Contribution à l'étude, dans le Lauragais, du cycle biologique d'un ravageur potentiel du Tournesol, *Homoeosoma nebulella* Denis & Schiffermüller. Thèse de Doctorat en Ecologie Expérimentale soutenue le 22 mars 1991 « l'Université de Pau et des Pays de l'Adour, 127 p.

INTRODUCTION

Les pyrales du tournesol sont des Lépidoptères (Pyralidae) du genre *Homoeosoma* Curtis, dont les chenilles se développent dans les capitules de Composées, consommant les fleurons puis les graines en développement. Elles comprennent trois espèces proches :

- la pyrale « américaine » *Homoeosoma electellum* (Hulst) qui pose de gros problèmes aux producteurs de tournesol. Elle est très étudiée du Canada au Mexique depuis quelques décennies.
- *Homoeosoma heinrichi* Pastrana étudiée en Argentine.
- la pyrale « européenne » du tournesol, *Homoeosoma nebulella* Denis & Schiffermüller, espèce paléarctique connue depuis l'Angleterre et les pays nordiques jusqu'en Iran et au Nord-Est de la Chine. Cette espèce a causé de très importants dégâts sur tournesol en Europe de l'Est la fin du siècle dernier et au début de ce siècle. Elle pose des problèmes à l'heure actuelle en Iran et en Chine.

En France, les cultures de tournesol ne connaissent à l'heure actuelle aucun problème entomologique sérieux. *H. nebulella* est observée dans le sud du pays, en particulier en Camargue et dans le Lauragais (sud de Toulouse) où la présente étude a été menée. L'existence de cette espèce en France et l'extension rapide de la culture du tournesol dans le pays semblaient pouvoir favoriser la pullulation d'un insecte qui avait déjà fait ses preuves dans le passé. Quand notre étude a débuté (en 1987), *H. nebulella*, détectée dès 1983 en Camargue, ne présentait pourtant aucun signe de pullulation.

Sur un plan pratique, il était important de prévoir si un insecte présentant un aussi grand danger potentiel risquait de se développer. Notre étude, complétant les connaissances très fragmentaires et souvent contradictoires concernant sa biologie, devait permettre la mise au point rapide de techniques de prévention et/ou de lutte les mieux adaptées. Il est si rare qu'un organisme agricole favorise des études non immédiatement appliquées ou applicables que nous tenons à souligner que cette étude a été initiée et partiellement financée par le CETIOM (Centre Technique Interprofessionnel des Oléagineux Métropolitains).

Si quelques auteurs ont déjà tenté d'expliquer comment certaines espèces d'insectes sont devenues des ravageurs, il n'y a pas à notre connaissance d'études ayant essayé de définir les conditions empêchant un phytophage de devenir un ravageur. Dans ce travail, nous avons essayé d'apporter des éléments de réponse à cette question.

Nous nous sommes intéressée aux plantes hôtes d'*H. nebulella* Le tournesol *Helianthus annuus* L. et le chardon Marie *Silybum marianum* Gaertner nous ont semblé les deux hôtes les plus importants dans le Lauragais et ont particulièrement attiré notre attention. Le comportement de ponte des femelles d'insectes holométaboles joue un rôle important dans la répartition spatiale de leurs larves. Nous avons donc étudié le comportement des adultes d'*H. nebulella* en conditions naturelles et nous avons essayé d'expliquer à l'aide des résultats obtenus les caractéristiques de la répartition spatiale des larves telle que nous l'avons observée dans des parcelles expérimentales, à l'échelle du capitule ou de la parcelle. L'estimation des périodes d'émergence et de ponte des adultes ainsi que l'étude du développement et de la diapause larvaires de cette espèce nous ont permis de mettre en évidence le cycle de la pyrale dans le Lauragais. Nous avons également essayé d'estimer le rôle du parasitisme et de la prédation dans la régulation des populations d'*H. nebulella*. L'ensemble des résultats acquis au cours de cette étude nous permettent ainsi d'apporter des éléments de réponse à la question posée.

LES PLANTES HOTES D'*H. nebulella*

La pyrale du tournesol est une espèce oligophage, inféodée à la famille des Composées. Une vingtaine de plantes hôtes sont citées dans la littérature pour cette espèce. Parmi les Composées, certaines espèces semblent n'être jamais parasitées (en particulier toutes celles de la tribu des Liguliflores).

Dans le Lauragais, on ne trouve facilement cette pyrale que sur le chardon Marie *Silybum marianum* et le tournesol *Helianthus annuus*, les deux autres hôtes occasionnellement parasités sont *Cirsium arvense* et *Galactites tomentosa*. En Camargue, les plantes hôtes sont plus nombreuses et plus abondantes.

LE COMPORTEMENT DES ADULTES D'*H. nebulella* ET LA REPARTITION SPATIALE DES LARVES

Le comportement des adultes a été étudié en conditions naturelles dans des petites parcelles de tournesol, en septembre-octobre 1989 et août-septembre 1990. La répartition spatiale des larves a été étudiée dans des plus grandes parcelles, en août-septembre 1988.

Les adultes d'*H. nebulella* sont crépusculaires et nocturnes, et ne sont observables que sur les capitules en fleurs. La reprise d'activité est déclenchée par la diminution de l'éclairement, avec une influence

possible de facteurs climatiques (température et humidité en particulier). L'activité sur les capitules a lieu surtout au cours des 2-3 premières heures de la nuit. Cependant, certaines nuits, les pyrales restent actives sur les capitules jusqu'au moins 2 h du matin (heure d'été), quelques individus, peu actifs, pouvant même être parfois observés vers 6-7 h du matin (aube). Au-delà, les adultes se dissimulent dans la végétation, mais nous ne savons pas où exactement. De même, nous n'avons jamais observé de comportement sexuel (appel par les femelles et/ou accouplements) sur les capitules.

Le soir, mâles et femelles sont présents dans les parcelles. Ils sont attirés vers leur plante hôte par des signaux olfactifs mais peut-être aussi visuels. Le nombre d'adultes présents dans une même parcelle fluctue au cours du temps en fonction du nombre de capitules en fleurs qu'elle propose. Mâles et femelles butinent. Ils marquent une nette préférence pour les capitules en début de floraison. Cette préférence est modulée par le stade des capitules voisins et d'autres facteurs tels hauteur, diamètre du capitules, orientation,... Ce pouvoir de discrimination rappelle celui observé chez l'abeille et le bourdon. L'alimentation des femelles, outre son influence probable sur la longévité et la fécondité, semble donc jouer un rôle important dans le choix du capitule. Ainsi, le comportement de recherche de la plante hôte larvaire serait tout d'abord un comportement de recherche des source de nourriture de l'adulte, qui pourrait être rapproché de celui des espèces butineuses telles abeilles ou bourdons.

Avant de pondre, les femelles explorent les capitules avec les antennes, la trompe et l'ovipositeur étiré. Nous avons montré sur ce dernier l'existence de sensilles multipores, vraisemblablement olfactives, qui joueraient un rôle dans le choix du site de ponte (paroi interne des anthères de fleurons en fleurs) par détection olfactive du pollen ou du nectar. Les différents types de sensilles mécanoréceptrices joueraient aussi un rôle important dans la localisation des œufs.

Dans les capitules, les larves sont localisées à la périphérie du capitule, où elles consomment surtout les bractées, ou au centre, dans la zone centrale non remplie (« tache stérile », dans laquelle les graines sont vides ou peu développées). Les larves ne consomment pratiquement pas de graines saines. Dans les parcelles, les larves ne sont pas réparties au hasard. Elles sont généralement plus nombreuses dans les capitules d'assez petite taille, chez lesquels la tache stérile occupe une relativement grande surface, et peu abondantes dans les gros capitules bien « remplis » jusqu'au centre. Il semble que les variétés de tournesol que nous avons étudiées soient résistantes aux attaques de larves de pyrale. Les variétés de tournesol actuellement cultivées proviennent de variétés sélectionnées par les Russes à la fin du 19ème siècle et au début du 20ème. Or les Russes avaient rencontré de gros problèmes avec *H. nebulella* et avaient sélectionné des variétés résistantes à ce ravageur. Nos variétés semblent avoir hérité de cette résistance. Il est difficile d'expliquer les particularités de la répartition spatiale des larves par ce que nous savons du comportement des adultes.

LE CYCLE D'*H. nebulella* DANS LE LAURAGAIS

Le cycle d'*H. nebulella* a été étudié par différentes méthodes (nous ne disposions pas de phéromone sexuelle au début de notre travail) : estimation de la période de vol par suivi des attaques larvaires sur le chardon Marie et le tournesol de mai à octobre en fonction de la date de floraison des capitules (sachant que la ponte a lieu uniquement sur des capitules en fleurs), estimation des périodes d'émergences des adultes des différentes générations par élevage en conditions semi-naturelles (cages en nylon de 3m de côté) sur chardon Marie en mai-juin et sur tournesol de juillet à septembre. La longévité et la fertilité des femelles ont été étudiées au laboratoire et en conditions semi-naturelles. Cette étude a été réalisée en 1987, 1988 et 1989.

Dans le Lauragais, les adultes d'*H nebulella* sont présents de fin avril à mi-octobre ou plus. La première génération, bien individualisée, pond sur le chardon Marie *S. marianum*. Les adultes de la deuxième génération apparaissent 7 à 10 semaines après, de début juillet à la mi-août environ. Ils peuvent se reproduire dans les champs de tournesol, nombreux dans toute la région. En cette saison, 5 à 9 semaines séparent deux générations d'adultes. Une troisième génération peut apparaître dès les premières semaines d'août, et on peut envisager l'existence d'une quatrième génération en septembre, plus ou moins confondue avec la troisième. Entre juillet et octobre, la ponte et le développement larvaire ont lieu dans les capitules de tournesol en culture et les repousses.

En conditions naturelles, il n'est pas possible de connaître la longévité des adultes, ni leur fertilité. La longévité a pu être estimée à une quinzaine de jours, tant au laboratoire qu'en conditions semi-naturelles sur *S. marianum*. Si les femelles ont une fécondité potentielle qui peut atteindre 300 œufs environ, le nombre de leurs descendants adultes varie d'un facteur 100 selon les conditions d'étude. Il reste donc difficile à estimer.

H. nebulella présente donc 3 ou 4 générations annuelles dans un agroécosystème qui ne lui fournit des plantes hôtes en abondance que pendant une courte période : la floraison des champs de tournesol, restreinte à juillet dans le Lauragais. Dans cette région, le chardon Marie en mai-juin et les tournesols tardifs d'août à octobre sont peu fréquents, ce qui n'est pas le cas en Camargue (région de St-Gilles-du-Gard) où *H nebulella* est moins rare.

LE DEVELOPPEMENT LARVAIRE ET LA DIAPAUSE

Le développement larvaire d'*H. nebulella* a été étudié au laboratoire en conditions contrôlées, et en conditions semi-naturelles et naturelles sur tournesol. La diapause a été étudiée au laboratoire en conditions contrôlées avec des larves d'élevage ou avec des larves récoltées sur le terrain en septembre-octobre.

Que ce soit au laboratoire, ou en conditions semi-naturelles et naturelles, le développement larvaire se déroule en quatre stades, avec à peu près les mêmes valeurs moyennes de largeur de capsule céphalique. L'existence d'un stade surnuméraire, mentionné dans la bibliographie, n'a pu être vérifiée.

Le développement larvaire dure environ un mois à 24 et 28° C, et deux mois à 16° C, avec une forte mortalité. En conditions naturelles et semi-naturelles, le développement dure environ 7 semaines au printemps et 5 semaines en été. Dès la fin août, le développement s'allonge considérablement, et il se poursuit par une diapause hivernale.

Les larves récoltées en septembre et octobre entrent presque toutes en diapause si elles sont élevées dehors sous abri, ou au laboratoire à 20° C et en photopériode naturelle. Les photophases longues inhibent aussi l'entrée en diapause. Le stade récolté et la date de récolte influent également sur les résultats obtenus : la fréquence de larves diapausantes est d'autant plus basse que les larves sont plus jeunes lors de la récolte et, dans les mêmes conditions d'élevage, les larves récoltées en octobre entrent en diapause en plus grand nombre que les larves récoltées en septembre.

Par élevage de larves de laboratoire en conditions contrôlées dès l'éclosion (20° C sous des photopériodes allant de 10 à 16 h de jour), on montre que les jours courts sont un des facteurs pouvant induire la diapause. La température module les réponses : à 16° C, le pourcentage de diapausants est plus élevé pour toutes les photopériodes. On peut noter le fort pourcentage de diapausants pour 20° C et 14 h de jour, conditions climatiques correspondant à celles du mois d'août. Cependant, au cours de ce mois, les températures maximales relevées à proximité de nos sites d'études peuvent dépasser 30° C, et les températures relevées à l'intérieur de capitules de tournesol en été peuvent dépasser 39°C (températures relevées à l'aide d'une petite sonde thermique). L'induction de la diapause, qui pourrait théorique-

ment avoir lieu dès la mi-août, est probablement inhibée par les températures élevées qui règnent alors.

La levée de diapause semble assez précoce : des larves élevées dehors (sous abri) à partir de leur récolte en automne peuvent reprendre rapidement leur développement si elles sont transférées à 20° C et 16 h de jour dès février. Si une période de froid est nécessaire à la reprise de la diapause (à confirmer), elle peut avoir une durée inférieure à 4 mois. Au delà, la reprise du développement se fait avec la même vitesse, quelle que soit la date de transfert à 20° C et 16 h. Les larves seraient alors en quiescence. Ainsi, un printemps doux devrait permettre une sortie plus précoce des adultes ; au contraire, un printemps froid devrait retarder l'apparition des adultes. Chez les témoins gardés en conditions « naturelles » (sous abri), la première larve quittant son cocon jaune de diapause a été observée le 12 mars 1989, et la première nymphe aux environs du 4 avril.

Au laboratoire, les conditions climatiques subies par les larves lors de l'induction de la diapause influent sur la reprise du développement. Plus la température est basse et la photophase courte lors de l'induction de la diapause, plus est rapide la reprise du développement. Si l'on se hasarde à transposer ces résultats au terrain, on peut imaginer que ceci pourrait conduire à une réduction de l'étalement des sorties printanières (les larves d'octobre pourraient rattraper celles de septembre).

LE PARASITISME ET LA PREDATION

Les observations réalisées permettent d'affirmer l'existence d'au moins 6 espèces de parasitoïdes sur *H. nebulella* dans le Lauragais. En tout, seules 13 ou 14 espèces de parasitoïdes semblent connues sur cette pyrale. Le plus fréquemment trouvé, *Habrobracon hebetor*, est un parasitoïde peu spécialiste, que nous avons également observé en Camargue sur *H. nebulella*. Parmi les autres espèces, *P. nigrolineata* présente un intérêt particulier, car si cette Tachinaire est assez bien connue, c'est cependant la première fois qu'elle est décrite sur *H. nebulella*. *Chelonus oculator* et *Bracon leptus* semblent également obtenus pour la première fois sur cette espèce de pyrale.

D'une manière générale, le taux de parasitisme reste plutôt faible. La mortalité constatée en 1988 serait due soit à des piqûres alimentaires de parasitoïdes femelles, soit à la prédation (des larves de chrysope sont observées en grand nombre sur les capitules de tournesol). En 1989, la mortalité observée entre fin juillet et septembre était essentiellement le fait des oiseaux (mésanges). Le parasitisme et la prédation semblent n'avoir joué un rôle important dans la régulation des populations d'*H. nebulella* qu'en septembre, du moins pour 1988. En 1989 et 1990, les plus grosses pertes dans les parcelles étudiées étaient dues aux oiseaux (la sécheresse paraît en cause).

CONCLUSION

A l'issue de ce travail, il semble que la rareté de la pyrale du tournesol *H. nebulella* en France, et en particulier dans le Lauragais, soit due à trois principaux facteurs :

- la spécificité du comportement de ponte : les femelles pondent exclusivement pendant la floraison, à l'intérieur du tube formé par les anthères, ce qui limite les périodes favorables à la ponte dans les plantes monocapitulées comme le tournesol.
- le cycle de la pyrale : à cause de son plurivoltinisme, cette espèce ne peut pulluler dans des régions où les plantes hôtes ne sont abondantes que pendant une courte période de l'année. En Camargue, où le chardon Marie et les cultures tardives de tournesol sont beaucoup plus abondantes que dans le Lauragais, la pyrale est plus facilement observée. Il serait intéressant de mener des travaux précisant l'importance du chardon Marie dans cette région sur l'ensemble de l'agrosystème tournesol (foyer d'infestation mais aussi refuge et réservoir d'entomophages).
- la résistance des graines de tournesol aux larves d'*H. nebulella* : cette résistance a été découverte par les Russes au début du siècle et est étudiée aux U.S.A. pour lutter contre *H. electellum*. Elle explique sûrement pourquoi dans une région apparemment favorable à *H nebulella* comme la Camargue, il n'existe pas de pullulation de ce ravageur potentiel. Il paraît capital d'étudier le(s) facteur(s) responsable(s) de cette résistance afin de ne pas la perdre, ce qui créerait de graves problèmes : l'expérience américaine montre qu'il est difficile de lutter contre ce phytophage dont les larves sont enfouies à l'intérieur des capitules de tournesol.

Benoît SAUTOUR.– *Populations zooplanctoniques dans le Bassin de Marennes-Oléron ; dynamique de population, production et nutrition des Copépodes dominants.* Thèse d'Université, Bordeaux I, soutenue le 13 septembre 1991.– JURY : M. J. BOISSEAU, Président, M. P. NIVAL, Mme N. DARO, MM. P. CAUMETTE, M. HERAL, J. CASTEL, 283 pages + annexes.

Le Bassin de Marennes-Oléron est une zone littorale semi-fermée, influencée d'une part par le milieu marin et d'autre part par le milieu continental. Ce système est isolé de l'océan par l'île d'Oléron et présente deux ouvertures sur le milieu néritique. L'élaboration d'un modèle analytique de fonctionnement de cet écosystème passe par la connaissance des différents maillons de la chaîne alimentaire Parmi ceux-ci, le zooplancton, dont la répartition, la production et la nutrition ont été étudiées.

– La répartition du zooplancton au cours de l'année est très variable et essentiellement régulée par les rythmes saisonniers. La totalité des taxons zooplanctoniques peuplant l'écosystème peut être divisée en trois sous-ensembles : le premier à tendance néritique, le second à tendance estuarienne, le troisième ayant des caractéristiques intermédiaires. Les mouvements d'eau importants dans ce site empêchent l'implantation en un site précis d'une communauté zooplanctonique autochtone qui est réduite à quelques espèces (*Acartia discaudata*, *Acartia grani* et *Euterpina acutifrons*). Les populations zooplanctoniques présentent leurs abondances maximales en fin de printemps et en été, principalement en vives eaux en limite de zone néritique. Les Copépodes et le méroplancton ont alors des importances relatives identiques.

– Dans la zone nord du Bassin, recevant d'importants apports continentaux par l'estuaire de la Charente, la production secondaire planctonique est élevée et très nettement influencée par le Copépode *Euterpina acutifrons* (jusqu'à 96 % du total copépodien) en période de bloom phytoplanctonique.

• Une étude de dynamique de la population de ce Copépode, grâce au modèle d'ARGENTESI *et al.* (1974), met en évidence une activité reproductrice intense dans la zone la plus estuarienne ainsi qu'une réactivité différente des différents stades de développement aux variations des conditions du milieu

• La production d'*Euterpina acutifrons* durant cette période présente des valeurs maximales en limite de zone estuarienne entre le 29 mai et le 16 juin (jusqu'à plus de 10 mg de Carbone par mètre cube et par jour), les fortes productions phytoplanctoniques ne semblant pas influencer la productivité de cette espèce.

• La production zooplanctonique totale présente un gradient décroissant depuis la zone estuarienne vers la zone marine. Elle est

très nettement influencée par *Euterpina acutifrons* (38 % en site néritique et 59 % en site estuarien), mais aussi par différents éléments du méroplancton, en particulier les larves des Bivalves. Cette forte production présente un triple intérêt :

1/ elle sert de nourriture aux consommateurs d'ordre plus élevé que sont les jeunes stades de poissons,

2/ étant majoritairement due à des organismes herbivores, elle a un impact sur le stock phytoplanctonique présent dans le milieu,

3/ ces planctontes peuvent être des compétiteurs temporaires des larves de Bivalves.

– En laboratoire, les Copépodes ont fait l'objet de différents travaux. Dans un premier temps leur comportement alimentaire a été étudié en fonction du type d'algue et de la concentration proposés. Ceci a été réalisé avec des algues habituellement ingérées par les larves de Bivalves dans le but de mettre en évidence une éventuelle compétition entre ces deux groupes de planctontes. Dans un second temps, des particules inertes ont été proposées aux Copépodes, seules ou en mélange avec des algues, afin d'appréhender le comportement de ces organismes face à ce type de particules (abondantes à certaines époques dans le Bassin de Marennes-Oléron)

• Lorsque seules des algues de petite taille constituent le milieu nutritif, les Copépodes se nourrissent en filtrant l'eau. L'ingestion croît alors linéairement avec la concentration algale. Les variations des valeurs d'ingestion, pour une même espèce de Copépode suivant l'algue proposée, peuvent être expliquées grâce à la notion d'efficacité de filtration du milieu sur les organismes La « filtration apparente » qui en découle n'est pas affectée par la quantité d'algues offerte.

• Lorsque des particules inertes (billes) de petite taille (5µm) leur sont proposées, les Copépodes les ingèrent de manière croissante et exponentielle avec la concentration dans le milieu ; dans le même temps la « filtration apparente » décroît exponentiellement. La présence d'un seuil de concentration en dessous duquel l'ingestion est nulle induit la présence de mécanorécepteurs chez ces organismes.

• Quand une solution contenant des proportions variables de cellules algales et de billes de tailles identiques est proposée aux planctontes, l'ingestion des particules inertes croît de façon linéaire avec le pourcentage de billes dans le milieu alors que l'ingestion d'algues est beaucoup plus faible et pratiquement constante. Cette ingestion de particules inertes chute lorsque 100 % de sphères sont proposées. La présence d'algues favorise donc l'ingestion de billes probablement grâce à des « odeurs phytoplanctoniques », ce qui induit l'existence de chémorécepteurs chez les Copépodes. La « filtration apparente » des sphères est constante quelque soit le pourcentage de billes dans le milieu, alors que la « filtration apparente » des algues évolue de la même façon mais à un niveau beaucoup plus faible. Il existe donc une absorption différentielle sur les deux types de particules, vraisemblablement due à un phénomène d'échappement des cellules algales lors de leur capture.

–*In situ*, lors d'une période de forte production phytoplanctonique, deux cycles de 24 heures de mesure du broutage des Copépodes ont été effectués dans un site caractéristique du secteur conchylicole du Bassin de Marennes-Oléron. Ceci a été effectué avec pour objectif la mise en évidence des variations à court terme de l'ingestion des Copépodes. Les fortes valeurs nocturnes d'ingestion habituellement observées ne sont retrouvées que pour *Acartia clausi* lors du premier cycle et pour *Euterpina acutifrons* lors du second cycle. Pour les autres espèces le phénomène est plus difficile à interpréter avec notamment la présence de pics diurnes d'ingestion. L'absence quasi générale de corrélation entre l'ingestion et la concentration algale dans le milieu peut être expliquée en particulier grâce à la présence dans la masse d'eau d'importantes quantités de détritus venant interférer dans les processus nutritionnels

Lors du second cycle effectué, l'impact du mésozooplancton sur la production primaire a été estimé. Il est compris entre 1,54 % et 12,32 % ; ces chiffres sont nettement inférieurs aux 100 % habituellement trouvés en milieu ouvert. Il existe donc dans ce milieu néritique côtier une part importante du stock phytoplanctonique disponible pour le reste de la communauté zooplanctonique herbivore mais aussi pour l'ensemble des organismes benthiques filtreurs, notamment les Bivalves.

Bruno SIMMEN.– ***Stratégies alimentaires des Primates néotropicaux en fonction de la perception des produits de l'environnement.*** **Thèse de Doctorat de l'Université Paris XIII soutenue le 22 Novembre 1991. JURY : P. JAISSON, C. BAUDOIN, P. CHARLES-DOMINIQUE, R.D. MARTIN, C.M. HLADIK. Laboratoire d'Écologie Générale du Muséum National d'Histoire Naturelle, 4, avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.**

La nature spécifique et adaptative du système de perception gustative des Primates n'a été jusqu'à présent que très peu étudiée, bien que les espèces de cet ordre présentent une grande diversité de régimes alimentaires. L'objet de notre travail, qui se situe dans une démarche écoéthologique et psychophysiologique, a été de définir dans quelle mesure les différences interspécifiques de perception de l'environnement biochimique étaient impliquées dans la différenciation des stratégies alimentaires. Dans cette approche, les choix alimentaires de diverses espèces du Nouveau Monde ont été étudiés et mis en perspective avec les seuils de discrimination gustative et les réponses supraliminaires de préférence ou de rejet de composés variés en solution. En parallèle, l'intégration des données sur la composition biochimique des aliments sélectionnés, sur les spécialisations anatomiques et physiologiques du tractus digestif, ainsi que sur le métabolisme énergétique, a permis de préciser le rôle du « plaisir sensoriel » dans la couverture des besoins nutritionnels chez ces Primates.

L'étude de terrain a été conduite de manière à comparer deux espèces sympatriques de pouls voisin (6-8 kg) dont les stratégies alimentaires diffèrent : le singe hurleur *Alouatta seniculus* et le singe araignée *Ateles paniscus*. Ce travail a été mené en forêt équatoriale primaire de Guyane Française pendant une durée de trois mois et demi, dont l'essentiel se situait en saison des pluies. Des enregistrements ponctuels du comportement du singe capucin *Cebus apella* ont également été effectués. Le groupe de singes hurleurs (comprenant 1 mâle adulte, 2 femelles adultes, ainsi que 3 juvéniles et 2 jeunes) a été suivi pendant des durées allant jusqu'à 12 h consécutives dans un domaine vital de 23 ha. Chez le singe araignée, la structure sociale de type fission-fusion se traduit par des modifications fréquentes de la taille et de la composition des sous-unités d'individus composant un large groupe territorial. L'observation a été focalisée sur une sous-unité sociale stable comprenant 1 femelle adulte et une femelle subadulte – jusqu'à 7 h consécutives – , car ces individus exploitaient une aire se superposant largement à celle occupée par le groupe de singes hurleurs, couvrant au total 58 ha.

Les régimes alimentaires ont été déterminés en appliquant d'une part la méthode classique des fréquences de consommation, et d'autre part en estimant les quantités de matières ingérées. Les singes hurleurs se sont comportés comme des frugivores/foliivores pendant toute la période d'étude comparative (fruits mûrs : 51 %, feuilles jeunes : 47 % , fleurs : = 1 % , termitières : = 2 % d'au moins 20 espèces

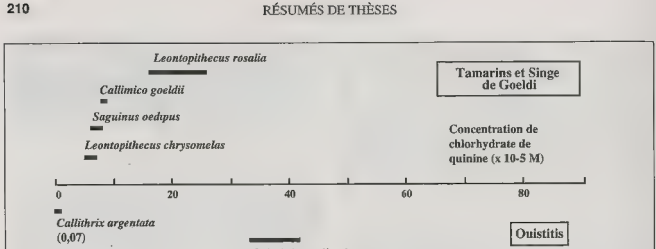


FIG. 1.– Seuils de rejet du chlorhydrate de quinine chez huit espèces de Callitrichidae. Pour *Leontopithecus rosalia*, le seuil obtenu présente un degré d'incertitude en raison de conditions expérimentales particulières.

végétales ; N = 360 unités de consommation, 2979 mn d'observation). Toutefois, l'évaluation directe des quantités ingérées conduit à un régime comprenant une proportion plus importante de fruits (entre 60 et 77 % en poids frais) que ne l'indiquent les résultats obtenus ci-dessus avec la procédure des fréquences de consommation.

Au cours de la même période, les singes araignées ont consommé essentiellement des fruits mûrs (fruits mûrs : 83 % , feuilles jeunes : 10 % , fleurs : 5 % , racines aériennes : ≈ 2 % d'au moins 38 espèces végétales ; N = 275 unités de consommation, 4571 mn d'observation). Cette tendance est confirmée par les résultats de l'évaluation directe des volumes consommés puisque les fruits représenteraient alors 91 % du régime alimentaire en poids frais. Le sous-groupe étudié se déplaçait beaucoup plus rapidement que les singes hurleurs bien que les budgets d'activité des deux espèces (temps engagé dans la locomotion, l'alimentation, le repos…) étaient similaires.

Les analyses biochimiques ont été effectuées sur une trentaine d'échantillons alimentaires tels que pulpes, feuilles jeunes et âgées, nectars et ont porté sur les teneurs en eau, en matières azotées, en matières grasses, et en glucides solubles. La fraction soluble des aliments a été plus particulièrement étudiée car elle contient les éléments impliqués dans la stimulation gustative. Les acides aminés libres ou sous forme peptidique sont très peu représentés dans la fraction soluble des feuilles et des fruits (< 1 % du poids sec en moyenne), alors que les glucides les plus communs (glucose, fructose, et saccharose) peuvent représenter 70 % du poids sec total des pulpes de fruits (*Sapotaceae*, par exemple) et 93 % du poids sec total de certains nectars (*Marcgraviaceae*). Les feuilles analysées sont pauvres en éléments solubles nutritifs.

L'hypothèse de différences interspécifiques relatives à la valeur « hédonique » des stimulus gustatifs a été testée en déterminant en captivité les seuils de préférence ou de rejet de composés purs en solution appartenant à des classes chimiques répandues dans l'environnement des Primates, ainsi qu'en comparant les réponses de consommation au niveau supraliminaire. A la procédure classique du « two-bottle test », nous avons associé le test t de Student apparié qui permet de définir la plus petite concentration de la substance étudiée à partir de laquelle on trouve une différence de consommation significative entre le stimulus en solution et l'eau ($p < 0,05$).

Certaines des espèces les plus frugivores observées en Guyane ont présenté les seuils de préférence du saccharose parmi les plus bas obtenus jusqu'à présent chez les Primates (*Cebus apella* : 8 ± 3 mM, *Ateles paniscus* : 16 ± 5 mM, *Saguinus midas* : 31 ± 10 mM). Les expériences ont été étendues à des espèces de petite taille de la famille des Callitrichidae, dont les stratégies alimentaires présentent quelques analogies avec celles d'*Ateles* ou d'*Alouatta* : les tamarins (genres *Saguinus* et *Leontopithecus*) et le singe de Goeldi (genre *Callimico*), principalement frugivores/insectivores qui incorporent occasionnellement des nectars dans leurs régimes, et les ouistitis (genres *Cebuella* et *Callithrix*), également insectivores, mais spécialisés sur les exsudats végétaux (gommes, sèves et latex) et consommant des fruits mûrs et des nectars de manière plus ou moins opportuniste selon les espèces. Les gommes végétales sont pauvres en sucres solubles car elles sont essentiellement constituées de polysaccharides – elles sont insipides et inodores pour l'Homme dans la plupart des cas –, et leur digestion nécessite généralement une fermentation bactérienne dans un tractus digestif différencié au niveau du *caecum*. Par ailleurs, ce type de régime alimentaire permet l'exploitation de domaines vitaux très restreints (< 1 ha chez *Cebuella pygmaea* par exemple).

Cette étude a montré que, bien que les seuils de préférence du fructose des huit espèces de Callitrichidae testées se situent dans une gamme étroite (de 16 ± 6 mM chez *Saguinus oedipus* à 41 ± 10 mM chez *Callithrix geoffroyi*), les ouistitus n'absorbent qu'un volume très limité de liquide sucré par unité de temps lorsque les concentrations sont faibles – par exemple, *Cebuella pygmaea*, dont le seuil de préférence a été déterminé à 37 ± 7 mM, ne consomme que de faibles quantités pour des solutions à 100 mM ou plus diluées. Au contraire, les tamarins comme *Leontopithecus rosalia* et *Callimico goeldii* sont fortement attirés par des solutions proches de leurs seuils gustatifs. Par ailleurs, les seuils élevés obtenus avec le ribose et l'arabinose suggèrent que, sauf exception, la sélection des gommes végétales comme source essentielle d'énergie n'est probablement pas influencée par la perception des hexoses et des pentoses. Nous avons donc émis l'hypothèse que chez les espèces frugivores, qu'il s'agisse

d'*Ateles paniscus* ou de *Cebus apella*, mais aussi de certains Callitrichidae, la recherche des stimulations sucrées pourrait déterminer pour partie l'exploitation prédominante des fruits mûrs, qui nécessite de parcourir de grandes distances. En revanche, pour les espèces spécialisées telles qu'*Alouatta seniculus* et les ouistitis, les effets post-digestifs liés à la couverture des besoins métaboliques joueraient un rôle prépondérant dans la recherche d'aliments peu dispersés comme les feuilles et les gommes.

Un second aspect de la perception de l'environnement biochimique a été abordé, en relation avec les réactions de rejet de ces Primates. Alors que les espèces frugivores testées évitent les aliments contenant des substances toxiques (alcaloïdes) ou des composés inhibiteurs de la digestion (tanins), les ouistitis gommivores sont confrontés aux composés de défense chimique des écorces – dans lesquelles ils creusent pour obtenir les exsudats nutritifs. Nous avons donc comparé le comportement de ces espèces vis-à-vis de certains de ces composés secondaires. La détermination des seuils de rejet d'un alcaloïde a permis de mettre en évidence de grandes différences entre les 8 espèces de Callitrichidae : à l'exception de *Callithrix argentata*, les ouistitis tolèrent des concentrations de chlorhydrate de quinine 2 à 10 fois supérieures (de $3,7 \pm 0,4 .10^{-4}$ M à $7,25 \pm 0,25 .10^{-4}$ M) à celles des tamarins et du singe de Goeldi (de $6,5 \pm 0,5 .10^{-5}$ M à $2,05 \pm 0,45 .10^{-4}$ M) comme le montre la figure 1. La valeur adaptative des niveaux d'aversions gustatives obtenus a ainsi été discutée par rapport à l'efficacité des processus de détoxification, qui se trouve être très limitée chez des espèces utilisatrices de fruits mûrs et de nectars comme sources primaires d'énergie. La consommation d'acide tannique en mélange à des solutions de fructose a d'autre part été comparée en situation de « two-bottle test » chez deux espèces qui présentent le même seuil de préférence du fructose. Le ouistiti gommivore *Callithrix jacchus* manifeste une sensibilité à l'acide tannique légèrement supérieure à celle du Primate frugivore *Callimico goeldi*. La première espèce évite les solutions très diluées du gallotannin, bien que nous ayons mis en évidence sa grande tolérance gustative vis à vis de fortes concentrations de quinine. Une telle « dichotomie » de la sensibilité gustative a pu évoluer parallèlement à la capacité différentielle d'une espèce à neutraliser l'effet de type toxine des alcaloïdes et l'effet de type inhibiteur de la digestion des tannins.

Georgios M. TSIOURLIS.– Phytomasse, productivité primaire et biochimie des écosystèmes méditerranéens phrygana et maquis. Thèse de Doctorat en Sciences Agronomiques - Orientation Ecologie, 170 p., soutenue le 20 décembre 1990 à l'Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences et des Sciences Appliquées, Laboratoire d'Ecologie végétale et de Génétique. Jury : Mme DENAEYER, MM. BOURDEAU, TANGHE, LEJOLY, CRABBE et RAPP.

En Grèce, les maquis et phryganas recouvrent, à parts égales, plus de 40 % du territoire. De nos jours, en ambiance semi-aride, les maquis constituent souvent le stade de développement maximum de la végétation. Ce stade est représenté par les phryganas, en ambiance aride, mais aussi sous l'action anthropique. La majorité des espèces du maquis possèdent des feuilles persistantes, résistantes à la sécheresse, dont l'activité photosynthétique est continue. Les espèces phryganiques typiques sont adaptées à la contrainte estivale par un dimorphisme saisonnier (feuilles d'hiver et d'été), leur permettant d'être actives pendant les saisons propices.

Les connaissances sur ces deux types d'écosystèmes sont très réduites. Le présent travail s'inscrit dans un programme de recherche pluridisciplinaire visant à constituer une base de données quantitatives sur leur structure et le fonctionnement.

Les deux écosystèmes étudiés dans le cadre de cette thèse sont situés, côte à côte, dans l'île de Naxos (Cyclades) : il s'agit d'un phrygana à *Genista acanthoclada* et *Thymus capitatus* et d'un maquis à *Juniperus phoenicea*.

Le site est caractérisé par un climat méditerranéen semi-aride avec plus de 150 jours biologiquement secs. Les précipitations annuelles s'élèvent à 400 mm.

Des troupeaux de chèvres sont présents, toute l'année, en pâturage semi-contrôlé.

L'étude entreprise vise à fournir une compréhension de la structure et du fonctionnement de ce type d'écosystèmes, par l'étude des conditions abiotiques, de la phytomasse, de la productivité primaire et de la biogéochimie.

Le *phrygana* recouvre 40 % d'un sol rouge méditerranéen réduit à un seul horizon argilique, où l'on cultivait, il y a 40 ans, de l'orge et de l'avoine. C'est un sol de fertilité moyenne, pour un sol méditerranéen, avec une disponibilité en P particulièrement faible.

Deux catégories d'espèces ligneuses composent ce phrygana : un groupe de chaméphytes en coussinet (espèces phryganiques typiques), de 30 à 50 cm de hauteur, aux racines peu développées, et un groupe de phanérophytes de 0,5 m de hauteur, aux organes souterrains répartis sur tout le profil du sol (0,9 m).

De nombreuses annuelles éphémères se succèdent par vagues, de l'automne au début de l'été.

La *phytomasse* printanière (donc maximale) de ce phrygana, s'élève à 10,9 t/ha, répartie en : 7,9 t/ha au-dessus du sol (72 %) et 3,0 t/ha de racines (28 %).

La phytomasse aérienne moyenne d'écosystèmes analogues méditerranéens est légèrement plus élevée (10,3 t/ha).

L'influence du pâturage a été mise en évidence dans une mise en défens, pendant une période de 3 ans et demi. Le recouvrement végétal passe de 40 à 58 %, la hauteur, de 0,3-0,5 m à 0,5-1,0 m ; les phanérophytes (espèces pâturables) se développent au détriment des autres. Ainsi, la hauteur de *Quercus coccifera* (Chêne kermès) a triplé et sa phytomasse doublé ; sa productivité est accentuée la première année, puis atteint un palier à partir de la deuxième année. En revanche, la phytomasse des chaméphytes, qui sont normalement peu pâturés, reste comparable, à la même date, dans l'enclos et dans la zone pâturée ; toutefois, les fruits de ces végétaux sont plus nombreux dans l'enclos. Le phrygana en absence de pâturage évoluerait vers un maquis.

La *productivité primaire* nette aérienne de ce *phrygana*, estimée à 1,6 t/ha/an, est en dessous de la moyenne de diverses végétations basses méditerranéennes (2,4 t/ha /an).

Les teneurs en polyéléments des organes aériens et souterrains des espèces végétales sont faibles à moyennes, celles des phanérophytes étant plus élevées que celles des chaméphytes. Il y a une grande variabilité des teneurs entre végétations analogues des régions méditerranéennes : la convergence caractéristique des structures végétales méditerranéennes ne se retrouve pas dans les teneurs en minéraux.

La minéralomasse de la phytocénose s'élève à 205 kg/ha dont 71% dans les organes aériens et 29 % dans les racines. La composition chimique de la minéralomasse aérienne est la suivante : N (45 % du total), Ca (37 %), K (14 %), Mg (3 %) et P (1 %).

Les besoins annuels estimés approximativement à partir de la

productivité primaire nette aérienne, représentent 18% de la minéralomasse correspondante. Compte-tenu du pâturage continu, la plus grande partie de ces éléments est exportée hors de l'écosystème. La restitution au sol des bioéléments est donc très faible, les apports par les précipitations ne parvenant pas à équilibrer la situation.

Le *maquis* occupe un versant orienté à l'est, à pente relativement forte. Le sol rouge méditerranéen est peu profond (40 cm), plus riche que celui du phrygana, et comparable aux valeurs moyennes caractérisant la plupart des sols méditerranéens du monde.

Juniperus phoenicea (genévrier), l'espèce dominante, et 3 autres espèces eu-méditerranéennes recouvrent 55 à 60% du sol. La strate herbacée se compose essentiellement d'*Urginea maritima* (plante vivace à bulbe).

La *phytomasse aérienne* du maquis est de 40,2 t/ha dont 73% pour les genévriers. La phytomasse foliaire représente 17% du total. La phytomasse aérienne moyenne des maquis-matorrals méditerranéens est proche : 37 t/ha.

Les racines de genévriers occupent tout le profil de sol et s'infiltrent dans des fissures de la roche mère calcaire. L'extension horizontale des racines atteint environ deux fois la hauteur des arbrisseaux

Les *organes souterrains* du maquis ont une phytomasse de 30,3 t/ha : 60% pour les racines de genévriers, 13 % pour les autres arbrisseaux et 17% pour la strate au sol.

Le rapport phytomasse souterraine/phytomasse aérienne (R : A) vaut 0,75 pour le maquis entier, et 0,62 pour les genévriers. Les racines fines (ø 0-2 mm) des arbrisseaux représentent 16% de la phytomasse racinaire totale mais 94 % de la longueur des racines.

La *productivité primaire nette aérienne* du maquis s'élève à 3,7 t/an/an. La productivité ligneuse est composée essentiellement de menu bois (ø 0-3 mm). La productivité aérienne moyenne des maquis-matorrals méditerranéens est de 4,5 t/ha/an.

La productivité primaire souterraine du maquis s'élève à 4,1 t/ha/an, dont 26 % pour les bulbes d'*U. maritima*. Le renouvellement des racines fines constitue 62% de la productivité souterraine des arbrisseaux

La phytomasse totale du maquis s'élève donc à 70,5 t/ha et *la productivité primaire nette* (PN1) à 7,7 t/ha/an

La *matière organique morte aérienne* (nécromasse) s'élève à 15,6 t/ha : la litière au sol (essentiellement de *J. phoenicea*) constitue les 2/3 de celle-ci (10 t). Le bois mort s'accumule sur les arbrisseaux vivants (4 t/ha). Les individus morts debout sont peu nombreux (0,7 t/ha)

Dans le maquis de Naxos, la *retombée de litière* est de 1,3 t/ha/an, dont 76% de feuilles. La chute s'étale sur toute l'année, avec deux pics, l'un en été et l'autre en hiver.

Le taux annuel de décomposition de la litière de *J phoenicea* est de 9 %, ce qui est modéré par rapport aux autres écosystèmes méditerranéens (de 11 à 26 %).

L'augmentation effective de phytomasse (différence entre ce qui naît et ce qui meurt) est de 3,6 t/ha/an.

Le sol du maquis subit une *érosion*, variable selon les précipitations ; elle a été évaluée à 5,8 t/ha/an, dont 90 % de novembre à mars pour l'année 1985. L'érosion sous couvert végétal est 5 fois moindre qu'à découvert.

Les teneurs en polyéléments des espèces du maquis s'inscrivent dans la moyenne de celles des écosystèmes méditerranéens analogues.

La phytocénose contient 1,44 t/ha d'*éléments biogènes* majeurs dans les organes vivants : 53 % au-dessus du sol et 47 % dans celui-ci. Les genévriers participent pour 59 % à cette minéralomasse et la strate au sol à 34% de la minéralomasse souterraine.

Les litières au sol immobilisent temporairement l'équivalent de 57 % de la minéralomasse aérienne.

Les *besoins annuels* du maquis s'élèvent à 0,26 t/ha/an, ce qui représente 18 % de la minéralomasse. La productivité primaire retient 0,11 t/ha/an de polyéléments et fait donc accroître la minéralomasse de 7,5 %. Le reste est restitué par la litière aérienne et la décomposition des racines fines

Le bilan par rapport au sol est déficitaire pour tous les éléments sauf Na. Les importations par les eaux de précipitations ne parviennent pas à compenser les pertes, surtout dues à l'érosion.

Les résultats obtenus sur les phytomasses, productivités primaires, et retombées de litières, exprimées par m² ou extrapolées aux peuplements entiers, sont vraisemblablement utilisables dans une grande partie de la Grèce méridionale, à climat semi-aride, où abondent des phryganas et maquis à compositions spécifiques équivalentes.

L'analyse critique des échantillonnages effectuées et des résultats obtenus montre qu'un échantillonnage plus restreint que celui qui a été mis en oeuvre peut suffire pour recueillir en peu de temps des données assez fiables pour de premières approches, ce qui devrait faciliter l'extrapolation géographique de nos résultats.

L'étude du pâturage sur le phrygana a mis en évidence l'influence anthropozoogène et son rôle de maintien de ces formations. Mais le pâturage contribue au déséquilibre du bilan minéral des écosystèmes, bilan rendu en tout état de cause déficitaire par l'érosion. Celle-ci est toutefois minime sous couvert végétal, ce qui incite à adopter des mesures de protection de la végétation présente.

Au terme de ce travail, certains aspects particuliers restent à aborder, comme l'adaptabilité des phryganas et maquis aux conditions écologiques, la variation saisonnière des racines fines, la disponibilité en eau du sol... Il serait également nécessaire d'entamer des interventions expérimentales favorisant le développement et la protection de ces écosystèmes. Suite à la dégradation continue des forêts, les maquis sont en effet amenés, à défaut d'avoir un rôle économique évident, à jouer un rôle primordial dans les phénomènes de lutte contre l'érosion des sols et de régulation du régime des eaux.

ANALYSES D'OUVRAGES

Ph. DUCHAUFOUR.– ***Pédologie. Sol, végétation, environnement. 3ème édition.*** **Un volume broché, 289 pages. Collection « Abrégés », Masson, Paris, 1991. ISBN : O-412-36920-6.**

Le sous-titre « sol, végétation, environnement » de la troisième édition de l'abrégé de Pédologie témoigne de l'objectif principal de l'auteur : mettre en relief l'importance de la pédologie, discipline-clé de la protection des équilibres naturels, à la base de tout système de mise en valeur

La pédologie est habituellement, en France, classée parmi les « Sciences de la Terre », mais elle s'apparente également aux Sciences biologiques et particulièrement « écologiques ». Selon les écologues allemands, le sol, présenté souvent comme le point de rencontre du monde vivant et du monde minéral, constitue en fait le « nœud de l'écosphère » des milieux terrestres

Par ailleurs, l'auteur s'élève contre la coupure, qu'il juge artificielle, entre la « pédologie » au sens strict – science de la formation et de l'évolution des sols – et la « science du sol » qui mettrait en jeu les propriétés physico-chimiques du sol et serait seule susceptible de déboucher sur les applications pratiques. Il entend montrer qu'il existe une continuité entre ces deux aspects de la pédologie, le second ne pouvant s'interpréter qu'à la lumière du premier. La connaissance de l'histoire des sols permet seule de faire le partage entre les propriétés acquises par une lente évolution naturelle et celles qui résultent de l'intervention de l'homme

Les deux premières parties de l'ouvrage concernent l'étude des constituants et des propriétés du sol, envisagées surtout au point de vue de leur incidence sur les relations plante-sol, et de leur influence sur la nutrition, la croissance et la répartition des végétaux.

La troisième partie aborde de manière nouvelle le problème de la classification des sols : question particulièrement délicate du fait que le sol est un continuum écologique n'offrant pas toujours un contour bien défini. L'auteur passe en revue les différentes solutions qui ont été proposées, en France et au niveau international. Certains systèmes reposent sur une base statistique, d'autres font intervenir les processus évolutifs. Certains correspondent à des classifications au cadre rigide et hiérarchisé, d'autres sont des références à utiliser plus souple : c'est un « référentiel à base génétique » que l'auteur a adopté pour la présentation des principales unités taxonomiques mondiales.

La quatrième partie – « pédologie appliquée » – porte sur la mise en valeur des sols et sur leur protection contre les agressions. Elle a été complétée par un nouveau chapitre, « la protection des sols et de l'environnement », dans lequel l'auteur aborde plusieurs sujets qui sont particulièrement à l'ordre du jour : lutte contre l'érosion … la prise en masse … la désertification ; protection contre les pollutions

les métaux lourds … les radioéléments … les pluies acides .

l'entraînement des nitrates et l'euthrophisation des eaux

En conclusion, l'auteur présente sur ce sujet complexe une synthèse claire et concise, donc accessibles à tous. A l'heure de la spécialisation souvent exprimée en un langage mathématique peu accessible aux praticiens, il rappelle que le sol est un tout et que sa mise en valeur repose, non sur telle ou telle propriété, mais sur l'ensemble cohérent de toutes ses propriétés. A ce titre cet ouvrage présente un intérêt particulier pour les écologues et pour tous ceux qui se préoccupent de la conservation des équilibres naturels.

A.-M. ROBIN

S. TILLIER (sous la direction de).– ***Encyclopédie du Règne Animal de A à Z.*** **Un volume relié 496 pages, Bordas, Paris, 1992. Prix : 290 F, ISBN : 2-04-018537-2.**

Près de 500 pages, 900 illustrations, 4 000 espèces décrites, un glossaire index de 21 pages, un index des noms scientifiques de 7 pages, tel est le solide ouvrage que Simon Tillier entouré de 22 collaborateurs nous offre aujourd'hui, s'appuyant largement sur la documentation et les compétences du Muséum National d'Histoire Naturelle, ce que ne manque pas de souligner Yves Coppens dans sa Préface.

Pour chaque espèce (ou groupe d'espèces), qui occupe une ou deux pages, une iconographie (photographies ou schémas en couleurs) très caractéristique situe immédiatement le sujet ; le texte donne les traits essentiels de la biologie, de l'éthologie ou de l'écologie de l'animal ; deux encadrés isolent les points les plus remarquables ou les plus étonnants ; un troisième rappelle discrètement la position systématique. Un bandeau de tête introduit l'article, généralement à partir de problèmes généraux d'évolution, d'adaptation, de relations à l'homme

La présentation est toujours attractive, mais le fond même de la rédaction est original, discriminant, souvent interrogatif. Les auteurs ont su choisir parmi tous les faits possibles ceux qui intéresseraient ou poseraient problème aux lecteurs.

Si à juste titre on fait porter les efforts de la recherche sur l'organisation de la matière vivante, depuis l'architecture d'un os jusqu'à celle de l'ADN, on ne doit jamais oublier ou sous-estimer ce qui en fait la diversité, diversité qui n'est peut-être que l'un des aspects de cette organisation. Or l'ouvrage proposé par Simon Tillier en adoptant l'ordre alphabétique des noms d'espèces et non un ordre systématique ou évolutif oblige le lecteur au constat écrasant de cette diversité. Que la lecture de la lettre C nous oblige à sauter du chat à la coccinelle et passant, entre autres, par la carpe, le crocodile, le crapaud, le corail, le chevreuil et le carabe, doit conduire les lecteurs à s'émerveiller des innombrables réponses que la nature a donné à différents modes de vie possibles et à aiguiser leur curiosité pour en savoir plus.

De ce point de vue les étudiants, les élèves des lycées, devraient tirer le plus grand profit de cet ouvrage. Il ne suffit pas de parler d'écologie et en particulier de biodiversité, il faut donner au plus grand nombre les moyens d'y réfléchir sur une base concrète. C'est pourquoi il faut espérer que les bibliothèques d'établissements scolaires et universitaires, mais aussi les bibliothèques municipales mettront l'achat du livre de Simon Tillier dans leurs priorités.

Jean-Marie LEGAY

F. RAMADE.– ***Précis d'écotoxicologie.*** **Ed. Masson (Collection d'Ecologie 22), Paris, 1992. Prix : 300 F.**

L'écotoxicologie est une science en pleine évolution. L'acquisition du statut de science à part entière a été retardée, d'une manière assez curieuse, par celui de la toxicologie, réservée à l'homme. Il s'agissait d'une forme de réductionnisme, comme si l'homme n'était pas lui-même l'aboutissement de nombreuses chaînes biologiques, alimentaires ou non.

Pour donner à l'écotoxicologie sa vraie dimension, F. RAMADE n'a pas conçu ce nouvel ouvrage comme une édition révisée de son précédent « Ecotoxicologie » (1ère édition en 1977). Il traite spécifiquement des polluants dans la biosphère, de leur dispersion, de leurs effets sur les écosystèmes et de la méthodologie à appliquer à ce type d'études. C'est un livre général qui sera suivi d'un livre de toxicologie traitant des effets individuels des polluants, qu'il s'agisse de l'homme ou d'espèces végétales ou animales considérées pour elles-mêmes, en dehors de tout contexte écologique.

Le croquis figurant en couverture est d'ailleurs significatif du contenu : il représente une communauté lacustre normale et, en regard, son devenir après acidification du milieu.

Le livre est organisé autour d'une masse de données et de références bibliographiques sur les sources de pollution de la biosphère, les mécanismes des transferts à travers les chaînes, leur action sur le devenir des populations puis des écosystèmes : structure, fonctionnement, recyclage. Les cycles biogéochimiques de polluants préoccupants comme le plomb, le mercure, le cadmium, l'arsenic, certains hydrocarbures, sont présentés avec leurs implications dans les perturbations des écosystèmes.

Au-delà de ces constatations il est important de mettre en évidence la méthodologie qui permet d'établir les données, d'une part chimiques, d'autre part écologiques. Un monitorng bien conçu, c'est un suivi permanent de l'environnement. Il permet de définir des seuils de contamination (concentration - réponse), de rechercher des bioindicateurs fiables. Une discussion particulièrement intéressante concerne le passage de la notion de bioindicateur du niveau de l'espèce à celui de l'écosystème car le premier niveau ne rend pas compte de la structure (utilisation des indices de diversité).

La prévision des effets est la suite logique du monitoring. Elle revêt une grande importance dans le domaine industriel, pour la rédaction des directives. Prévoir les possibilités de bioaccumulation dans les chaînes, la diffusion, etc. exige l'acquisition de données. C'est pourquoi des expérimentations in situ sont menées avec la constitution d'écosystèmes simplifiés (méso-cosmos à Orsay) ou d'enclos en situation naturelle. On peut, ainsi, évaluer les effets immédiats ou à terme de polluants introduits, tels qu'herbicides, insecticides .

N'oublions pas que cette évaluation présuppose une connaissance précise du fonctionnement des écosystèmes en question, sous peine d'erreurs d'interprétation graves. Autrement dit, la maintenance d'une section de chercheurs compétents en écologie systémique. Un rappel qui n'est pas inutile !

Germaine RICOU

COMITÉ DE LECTURE

Les articles soumis pour publication au *Bulletin d'Ecologie* en 1991 et 1992 ont été évalués par :

M. BAYLAC (Paris), G. BELLAN (Marseille), P. BLANDIN (Brunoy), F. BLASCO (Toulouse), M. BOURNAUD (Lyon), P.G.C. CAMPBELL (Sainte-Foy, Canada), P. CONSTANT (Rennes), G. CUSSET (Paris), R. DAJOZ (Brunoy), J.-F. DEJONGHE (Paris), Ph. DREUX (Paris), G. DUBOST (Paris), A. FOURNIER (Brunoy), P. GEISTDOERFER (Paris), M. GODRON (Montpellier), G. GROLLEAU (Jouy-en-Josas), A. HLADIK (Brunoy), J. HUIGNARD (Tours), J.-Cl. HUREAU (Paris), Ph. JULVE (Bailleul), G. LONG (Montpellier), R. MAUGET (Chizé), L. MATILE (Paris), G. METGE (Marseille), Ph. MORAT (Paris), P. NICOLAU GUILLAUMET (Paris), J.-P. PASCAL (Lyon), R. PAULIAN (Bordeaux), J.-F. PONGE (Brunoy), F. RAMADE (Orsay), M. RAPP (Montpellier), Cl. RUPPE (Grenoble), B. SAUGIER (Orsay), A. SEMPERE (Chizé), J. TOUFFET (Rennes), F. TOUTAIN (Nancy), P. TREHEN (Paimpont).

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES
— *CONTENTS* —
VOLUME 23, 1992

Aziz El Agbani M., Dakki M. & M. Bournaud.– Étude typologique du Bou Regreg (Maroc) : les milieux aquatiques et leurs peuplements en macroinvertébrés
Typological study of the Bou Regreg (Morocco) : the aquatic macroinvertebrate communities and their environment. 103 (1-2)

Ballini C.– Écophysiologie de la germination des graines d'*Ulex parviflorus* Pourr.
Germination ecophysiology of seeds of Ulex parviflorus *Pourr*. 119 (3-4)

Beguinot J.– Une méthode d'approche quantifiées du diagnostic phytosociologique
A method for a quantitative approach to the phytosociological diagnostic. 139 (3-4)

Blandin P.– Claude Delamare Debouteville (1918-1990). 3 (1-2)

Brunhes J. & Ch. Dufour.– Études structurales et dynamiques sur les écosystèmes de tourbières acides : III - Le peuplement des Tipulides (Diptera, Tipulidae)
Structural and dynamical studies of acid peat-pog ecosystems. III The populations of Tipulids (Diptera, Tipulidae). 17 (1-2)

Burel F., Baudry J., Clergeau Ph., Constant P. & M.-C. Eybert.– Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchies
Spatial analysis of ecological processes : hierarchies and scales. 93 (1-2)

Buttler A.– Hydrochimie des nappes des prairies humides de la rive sud du lac de Neuchâtel
Hydrochemistry of the groundwater in the wet meadows of the south shore of Lake Neuchâtel (Switzerland). 35 (1-2)

Dupuis P.– Dynamique de la communauté algale d'une mare temporaire des Jbilets (région de Marrakech, Maroc)
Phytoplancton dynamics in a temporary rain pool in Morocco (Jbilets, Marrakech area. 175 (3-4)

Elkaim B.– L'évaluation et le suivi de la qualité biologique des estuaires
Evaluation and monitoring of biological quality of estuaries. 185 (3-4)

Kouboulana F.– Étude comparée de plusieurs types d'analyses spatiales sur des forêts semi-décidues de la Vallée du Niari (Congo)
Comparative studies of tome methods of spatial analysis from semi-deciduous forests of the Niari valley (Congo). 163 (3-4)

Mandin J.-P.– Optimum de présence et optimum de développement d'espèces végétales, en conditions naturelles : Exemples dans le Vivarais méridional (Ardèche, France)
Plants' ecological optimum shifting in natural conditions. Examples in the South of the Vivarais region (Ardèche, France). 151 (3-4)

Matsakis J., Tsiourlis G.M., Karamaouna M., Legakis A., Paraschi L., Blandin P. & M. Lamotte.– Étude d'un écosystème de maquis à *Juniperus phœnicea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : présentation générale
Study of a Juniperus phœnicea *L. matorral ecosystem (Naxos, Cyclades, Greece) : general survey*. 49 (1-2)

Peltier J.-P., El Aboudi A., Carlier G. & B. Doche.– Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles d'Arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels) en début et au cours de la saison sèche dans le Souss (Maroc occidental)
Water potential and stomatal conductance of Argania spinosa (L.) Skeels leaves at the beginning of and during the dry season in Souss (Western Morocco). 5 (1-2)

Theurillat J.-P.– L'analyse du paysage végétal en symphytocœnologie : ses niveaux et leurs domaines vitaux
The analysis of vegetation landscape in symphytocœnology : its levels and spatial areas. 83 (1-2)

Thomasson M. & Thomasson G.– La végétation des sols récents dans le sud-ouest malgache : exemple de Tuléar. Généralités et méthodes. I- La série des alluvions fluviatiles.
The vegetation of recent soils of the South West of Madagascar : Example of Tuléar. Generalities and methods. I. Succession of fluviatile alluvial deposits. 27 (1-2)

Thomasson M. & Thomasson G.– La végétation des sols récents dans le sud-ouest malgache : exemple de Tuléar - II la série hygrophyle
The vegetation of recent soils in the south-west of Madagascar : example of Tulear - II Hygrophilous succession. 131 (3-4)

Tsiourlis G. M.– Étude d'un écosystème de maquis à *Juniperus phœnicea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : phytomasse et nécromasse épigées
Study of a Juniperus phœnicea *L. matorral ecosystem (Naxos, Cyclades, Greece) : aboveground phytomass and necromass*. 59 (1-2)

Tsiourlis G. M.– Étude d'un écosystème de maquis à *Juniperus phœnicea* L. (Naxos, Cyclades, Grèce) : structure spatiale et phytomasse des appareils racinaires
Study of a Juniperus phœnicea *matorral ecosystem (Naxos, Cyclades, Greece) : spatial distribution and phytomass of roots*. 71 (1-2)

Vannier G.– Tribune
Tribune. 201 (3-4)

Analyse d'ouvrages
Book review. . . . . 115 /213

Résumés de thèses
Thesis review. 203

BIBL DU MUSEUM PARIS

Achevé d'imprimer par

PARA GRAPHIC

31240 L'UNION (Toulouse)
Tél. (16) 61.74.27.67
Dépôt légal : Février 1993

Ce numéro du Bulletin d'Écologie a été réalisé
par QUETZAL COMMUNICATIONS
pour la Société d'Écologie

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

(prenant effet pour les textes soumis à partir du 1er janvier 1990)

Le **Bulletin d'Ecologie** publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée, émanant des membres de la Société d'Écologie. Les articles des collègues étrangers peuvent être rédigés en anglais, allemand, italien ou espagnol.

La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages du ***Bulletin,*** figures, tableaux bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 1 à 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 X 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :

- Le titre ;
- Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
- L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
- Le résumé en français et le « summary » en anglais d'une vingtaine de lignes dactylographiées chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
- La traduction en anglais du titre, ainsi que sa traduction en français si l'article est écrit dans une autre langue ;
- Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
- Une proposition de titre courant, en français, ne dépassant pas une quarantaine de signes;
- Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et de ceux des auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.

Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en deux langues dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format du ***Bulletin***, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en deux langues, dont le français obligatoirement. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

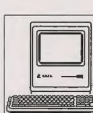
La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants:

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, J. & NATAF, L., 1982.—Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology.* Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées. Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5"1/4 ***de type HD****.*

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).

Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction .

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à deux lecteurs. Les textes proposés pour la Tribune, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

TARIF ABONNEMENT POUR LE TOME 24

	Cotisation	Abonnement	Total
PARTICULIERS :			
FRANCE ET C.E.E	150 F	275 F	425 F
AUTRES PAYS	150 F	350 F	500 F
Étudiants et Stagiaires	75 F	140 F	215 F
COLLECTIVITÉS :	H.T	T.V.A. 2,1 %	T.T.C
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520 F
Agence et libraires (remise 10 %)	458,37 F	9,63 F	468 F
ÉTRANGER	528,89 F	11,11 F	540 F
Agences et libraires (remise 10 %)	476,00 F	10,00 F	486 F

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

c/o Secrétariat Faune-Flore,
57 rue Cuvier - 75231 PARIS Cedex
Tél. 43.36.54.22 - C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances devront être adressées directement à :

BULLETIN D'ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale - Muséum National d'Histoire Naturelle - 4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 60.46.48.51. Télécopie : 60.46.57.19.

IMPORTANT** : Toutes les cotisations doivent être payées directement et de façon impersonnelle à la **SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE.

BIBL. DU MUSÉUM PARIS